Mitt. Bot. München	Band VIII	p. 219 - 538	30. 6. 1969

DIE SAMENMERKMALE UND VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSE DER LILIIFLOREN

von

H. HUBER (Würzburg)

Inhaltsverzeichnis

VORWORT

Obwohl die Liliifloren seit Jahrhunderten in reicher Zahl die botanischen Gärten bevölkern, gehören sie ihren Verwandtschaftsverhältnissen nach zu den am wenigsten bekannten Angiospermen. In was für einem tiefen Dunkel das natürliche System der Liliifloren liegt, illustrieren am deutlichsten die unglaublichen Vereinfachungen, die noch in den jüngsten Auflagen der damit beschäftigten Hand- und Lehrbücher abgedruckt sind.

Derweil liegen die Schwierigkeiten beim Aufhellen ihrer natürlichen Entwicklungslinien gar nicht, wie man angesichts der Darstellung dieses Formenkreises in den herkömmlichen Systemen glauben könnte, im Fehlen von "Indikator-Merkmalen" (TERENTJEW 1931), sondern in dem Umstand, daß diese zu einem großen Teil in Organbezirken liegen, denen die meisten Autoren keine Bedeutung zuerkennen.

Bekanntlich ist die Familiengliederung der Angiospermen im großen Ganzen auf die Grobmorphologie der Blüten begründet; diese gilt bei den Liliifloren als äußerst einförmig. Im Gegensatz zu dieser landläufigen Meinung stehen freilich die von GRASSMANN (1884), SCHNIEWIND-THIES (1897), DELPINO (1903) und PORSCH (1914) beschriebenen, ganz verschiedenartig konstruierten Nektarien, die von SCHÄPPI (1939) gefundenen Unterschiede im Bau der Staubblätter und die von SCHLITTLER (1943) untersuchte Blütenabgliederung sowie das Vorkommen von Perikladien [1].

Um eine hinreichend tragfähige Unterlage für die Neuordnung der Liliifloren zu erhalten, bedarf es indessen eines reicheren Merkmalsbestands, als ihn der Blütenbau allein abgibt. Aus dieser Einsicht entstand, angeregt durch KARL FRITSCH, zwischen 1910 und 1925 eine Reihe von anatomischen Untersuchungen über die vegetativen Organe der Liliifloren, von denen sich die Arbeit BUXBAUMS als die bedeutendste erwies. Neuerdings haben vor allem CHEADLE (1953), FAHN (1954a und b) sowie

---

1) Perikladium nennt VELENOVSKY (1910) die stielförmige, vom Pedicellus abgegliederte Blütenbasis, die aus der Verwachsung der Blütenhülle nebst dem Andrözeum mit einem Gynophor hervorgeht.

STEBBINS und KHUSH (1961) weitere Beobachtungen zur Anatomie der Vegetationsorgane beigesteuert.

Eine wesentliche Vertiefung erfuhr die Kenntnis der Liliifloren mit der Durchforschung ihrer gametophytischen Merkmale, um die sich, neben vielen anderen, SUESSENGUTH, PALM, GUERIN, ONO und besonders STENAR und SCHNARF sowie in jüngster Zeit CAVE, DE VOS und WUNDERLICH verdient gemacht haben. In diesem Bereich stellten sich die Liliifloren als unvergleichlich plastisch heraus. Unterschiede zeigen sich vor allem im Antherentapetum, das zwar im allgemeinen als Sekretionstapetum ausgebildet ist, gelegentlich aber amöboid wird und sogar in ein Periplasmodium übergehen kann, im Teilungsmodus der Pollenmutterzelle, im Verhalten der primären Archesporzelle, die teils eine Deckzelle abgliedert, teils unmittelbar zur Embryosack-Mutterzelle wird sowie in der Entstehung des Endosperms. Diese Aufzählung erschöpft die Vielfalt der gametophytischen Merkmale noch lange nicht, doch sind die übrigen zumeist nur fragmentarisch bekannt. Die starke Differenzierung in diesem Merkmalsbereich ist an sich kein Beweis gegen die Zusammengehörigkeit der Liliifloren, bei denen es eine ganze Anzahl von durchaus natürlichen Familien und Triben gibt, die sich, wie beispielsweise die Amaryllidaceen (in der engen Fassung von Seite 402), sowohl was die Abgliederung von Deckzellen, als auch was die Endospermbildung angeht, ganz unterschiedlich verhalten. Ebensowenig verbürgt eine weitgehende Übereinstimmung in den gametophytischen Merkmalen verwandtschaftliche Zusammenhänge. Häufig fallen beispielsweise die Abgliederung einer Deckzelle und helobiale Endospermbildung oder die Unterdrückung der Deckzellen und nukleäre Endospermbildung zusammen, ohne daß die so ausgezeichneten Gattungen, für die im einen Fall Ornithogalum, Veratrum und Wachendorfia, im anderen Allium, Colchicum und Trichopus stehen mögen, auch sonst irgend etwas miteinander zu tun haben.

Abgesehen von den verbreiteten Konvergenzen wirkt sich die mangelhafte Durchforschung, zumal der südhemisphärischen Formenkreise, nachteilig auf alle Versuche aus, die Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren mit Hilfe der gametophytischen Merkmale aufzuhellen.

Unter diesen Verhältnissen wäre es wenig ermutigend, wenn auch möglicherweise nicht gerade aussichtslos gewesen, der natürlichen Gliederung der Liliifloren nachzuspüren, hätte sich nicht in den Samen ein Organbezirk gefunden, der dem game-

tophytischen Bereich in seiner Differenziertheit nicht nur nicht nachsteht, sondern ihm wegen seiner Unverwüstlichkeit sogar überlegen ist. Es taugen nämlich die meisten Samen selbst nach jahrzehntelangem Aufenthalt in einem Herbarium noch uneingeschränkt zu einer anatomischen Untersuchung.

Diesem Umstand und dem großzügigen Entgegenkommen von Herrn Professor H. MERXMÜLLER, der mir die Samen der im Staatsherbarium München aufbewahrten Liliifloren zur Verfügung stellte sowie Herrn Professor O. H. VOLK, der mich mit weiteren Samen und jederzeit mit Rat und Tat unterstützte, ist es zu danken, daß ich in wenigen Jahren Samen aus immerhin 240 (von insgesamt etwas über 400) Liliifloren-Gattungen untersuchen konnte. Die Bildungsweise des Endosperms, als Beispiel für eines der bedeutendsten gametophytischen Merkmale, ist im Gegensatz dazu trotz den sich bereits über ein halbes Jahrhundert hinziehenden Bemühungen mehrerer Autoren noch immer erst von einem Viertel aller Liliifloren-Genera bekannt.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. G. LYSEK für die gewissenhaften histologischen Zeichnungen, die er in selbstloser Weise für mich angefertigt hat.

ERSTER HAUPTTEIL

DIE SAMEN DER LILIIFLOREN

A. Die Gestalt der Samen.

Die Samen der Liliifloren gehen im allgemeinen aus anatropen Samenanlagen hervor. Viele Gattungen behalten den Bauplan der Ovula ohne wesentliche Änderung bei, aber häufig erfahren die Samen oder Samenanlagen durch eine Förderung der von der Raphe abgewandten Seite eine leichte bis mäßige Krümmung; ihre Achse beschreibt dann einen Bogen von 30 - 60°. So verhalten sich beispielsweise *Agave*, *Anthericum*, *Geitonoplesium*, *Ixia*, *Ornithoglossum*, *Sparaxis* und viele andere. Weil sich dieses Merkmal in den meisten Entwicklungslinien konvergent herausgebildet hat, verdient weniger sein Vorkommen als sein vollständiges Fehlen, wie bei den Aloineen und Melanthiaceen nebst *Aletris* und *Tofieldia*, Erwähnung.

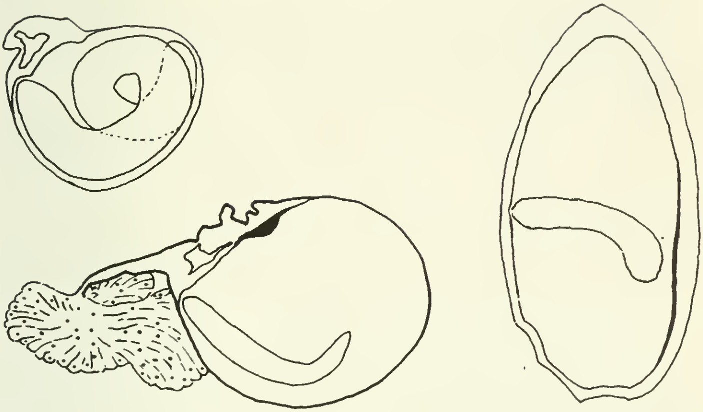


Abb. 1: Längsschnitte durch die Samen von Dichopogon strictus (links oben), Thysanotus multiflorus (links unten; das Eläosom ist punktiert gezeichnet) und Xanthorrhoea australis (rechts). Alle Figuren 12 mal vergrößert.

Bisweilen führt die Tendenz zur Krümmung der Samenachse zu Kampylotropie. So beschreibt die Samenachse von Acanthocarpus, Aristea, Eustrephus, Fritillaria sectio Fritillaria, Lomandra, Nomocharis und einigen weiteren Gattungen ungefähr einen Dreiviertelkreis, während Allium (Abb. 22), Arthropodium, Dichopogon (Abb. 1), Muilla, Nothoscordum, Tacca, Thysanotus (Abb. 1) und Wachendorfia fast oder ganz kampylotrope Samen besitzen.

Neben der Neigung zu Kampylotropie gibt es bei den Liliifloren, wenngleich viel seltener, eine solche zur Unterdrückung der Raphe, wodurch halb oder vollständig atrope Samen zustande kommen. Atrop fand ich die Samen der Gattungen um Aloe und Asphodelus, die von Bartlingia und Sowerbaea und die der Conostylideen [1]. Auch Asparagus und Smilax besitzen zum Teil atrope Samenanlagen. Im Grund sind auch die

---

[1] In der revidierten Fassung von Seite 496.

Samen der Haemodoreen und die von Trachyandra atrop, nur ist ihre Samenachse kräftig gebogen. Im Gegensatz zu diesen Beispielen führen die Samen von Xanthorrhoea (Abb. 1) eine rückgebildete Raphe. Das Hilum liegt bei diesen hemitropen Samen zwischen Chalaza und Mikropyle.

Auffallend häufig gibt es bei den Liliifloren kugelige, rundlich ellipsoidische oder rundlich eiförmige Samen mit einem Durchmesser oder einer Länge von meist 3 - 5 mm. Nur vereinzelt finden sich unter den abgerundeten Samen wesentlich kleinere mit einem Durchmesser von nur 0,7 - 2 mm (Hypoxis, Lachenalia, Massonia) oder größere mit einem solchen von 1 cm (Dracaena, Rohdea, Sansevieria).

Die Raphe tritt meist nur wenig hervor; bei den Gattungen mit trockener Samenschale erscheint sie in der Regel als eine ziemlich flache Kiellinie, bei jenen mit einer beerenartigen Samenschale springt sie gar nicht vor und wenn die Samenschale bei der Reife zerfließt, was für die meisten beerenfrüchtigen Liliifloren zutrifft, dann verliert sich auch die Raphe. Nur vereinzelt finden sich Samen mit einer gut entwickelten und prominenten Raphe. Beispiele dafür gibt es bei den Amaryllidaceen (Pancratium illyricum, Sternbergia colchiciflora und sparffordiana), Colchicaceen (Ornithoglossum, Uvularia), Hypoxidaceen, Iridaceen (Freesia, Lapeyrousia cruenta, Patersonia occidentalis, Schizostylis) sowie den Parideen. Ausnehmend stattlich ist die Ohrmuschel-förmige Raphe auf den Samen von Simethis.

Breit abgerundete Samen sind erwartungsgemäß bei den endozoochoren, beerenfrüchtigen und eine beerenartige Samenschale führenden Gattungen allgemein verbreitet, aber sie finden sich darüber hinaus in zahlreichen trockenfrüchtigen und trockensamigen Formenkreisen. Darin sehe ich, zumal wenn rundliche Samen zu mehreren in einem Fruchtfach enthalten sind, mit Rücksicht auf die dadurch bedingte "Platzverschwendung" im allgemeinen ein primitives Merkmal. Es kann freilich vorkommen, daß ein Formenkreis mit von Haus aus abgeleiteter Samenform zu einer ursprünglichen, nämlich der eiförmigen oder elliptischen Gestalt der Samenanlagen, zurückkehrt. Das ist zum Beispiel bei den an eine sehr kurze Vegetationsperiode angepaßten Gattungen Gagea Untergattung Gagea und Erythronium der Fall.

Zu einer Korrelation zwischen Samenform

und Fruchtverhältnissen kommt es erst bei den abgeleiteten Gattungen. Dabei gehen die verschiedenen Entwicklungslinien zum Teil ihre eigenen Wege. Für einen von diesen halte ich die Ausbildung von Beerenfrüchten. Die Platzverhältnisse in den Früchten ändern sich dadurch zwar nicht, doch füllen sich die bei den kapselfrüchtigen Gattungen ungenützten Hohlräume zwischen den Samen mit wässeriger Pulpa und werden so in den Dienst der Samenverbreitung gestellt.

Eine andere Möglichkeit sparsamer Ausnützung des Fruchtvolumens ergibt sich aus der Reduktion der Samenzahl, am besten auf einen einzigen in jedem Fruchtfach oder in jeder Frucht. Diesen Weg haben beispielsweise Acanthocarpus, Calectasia, Dasypogon, Dracaena, Kingia, Lomandra und Sansevieria beschritten. Die Samen dieser Gattungen bilden gewissermaßen den Ausguß der Fruchtfächer.

Der dritte und - sit venia verbo - zweckvollste Weg, den gesamten Hohlraum der Früchte auszuwerten, liegt in der Anpassung der Samenform an die Raumverhältnisse. Je nachdem die Samengestalt durch allseitigen oder durch überwiegend vertikalen Druck bestimmt wird, entstehen (a) mehr oder weniger isodiametrische, halb eiförmige, kugelsegmentförmige bis tetraedrische oder (b) flach scheibenförmige Samen. Das eine ist vorzugsweise bei Anthericum, den Asphodelaceen (Seite 348), Bartlingia und Sowerbaea, Schiekia und Xiphidium und vielen anderen Formenkreisen, die meist nur wenige Samenanlagen in jedem Fruchtfach führen, der Fall, kommt aber auch bei manchen Iridaceen, wie zum Beispiel Cypella und Homeria, vor. Viel weiter verbreitet sind die scheibenförmig zusammengedrückten Samen. Bekannte Beispiele sind Agave, Calochortus, Chlorophytum, Dipcadi, Galtonia, Sprekelia und Tulipa. Bei ihnen liegen die Samen in den Fruchtfächern wie die Münzen in einer Geldrolle zu vielen mehr oder weniger waagrecht übereinander. Was die Ausnützung des Fruchtvolumens angeht, ist das eine optimale Anordnung. Der Funikulus wird in diesem Fall unterdrückt; vielmehr hängen die Samen mit ihrem Hilum unmittelbar an der Plazenta. Die Raphe kommt auf eine Schmalseite zu liegen. Ähnlich verhalten sich übrigens auch Dioscorea, Herreria und Tricyrtis, bei denen die Samen in den Fruchtfächern schräg oder senkrecht stehen.

Die Evolution der Samenform wird bei den Liliifloren, soweit es sich nicht um Formen handelt, die auf Verbreitung durch Früchte und Samen fressende Tiere eingerichtet sind und in der Gestalt der Samen konservativ bleiben, außer durch die Anpassung an die Platzverhältnisse in den Früchten durch die Tendenz zur Vergrößerung der Samenoberfläche bestimmt. Auch dieses Ziel läßt sich auf verschiedenen Wegen erreichen. Im einzelnen habe ich die folgenden festgestellt:

(a) Furchung und Zerklüftung der Samen. Beispiel: Trichopus. Angedeutet ist diese Tendenz bei den längsrippigen Samen von Aletris, Anigozanthos, Blancoa, Conostylis, der Roxburghiaceen und Taccaceen (Abb.30) sowie bei den grubigen Samen von Glyphosperma und Verinea.

(b) Ausbildung von Warzen. Beispiele: Walleria (Abb. 24), weniger ausgeprägt bei Alstroemeria.

(c) Behaarung der Samen. Beispiele: Blanfordia, Eriospermum und Wachendorfia (Abb. 32).

(d) Verformung der Samen, sei es durch Streckung oder Abflachung. Länglich ellipsoidische Samen gibt es in zahlreichen Gattungen. Als Beispiele seien Narthecium, Tofieldia, Xerophyllum, Zygadenus sowie die Iridacee Patersonia occidentalis erwähnt. Nicht selten nehmen die langgestreckten Samen im Sinn der oben beschriebenen Tendenz einer bestmöglichen Raumausnützung scharfkantige Formen an (Micranthus, Sabadilla, Xanthorrhoea).

Beispiele für abgeflachte Samen, deren Deformation nicht nachweisbar mit den Platzverhältnissen in den Früchten zusammenzuhängen scheint, liefern die Gattungen Haemodorum und Lachnanthes. Bei ihren atropen, schildförmigen Samen erfolgt die Abflachung mehr oder weniger senkrecht zur Samenachse, nicht wie bei den anatropen parallel dazu.

(e) Ausgliederung schwanzförmiger Anhängsel. Diese Neuerung beschränkt sich auf die Triben mit länglich ellipsoidischen Samen. Bemerkenswerte Beispiele sind Narthecium (Abb. 28) und Tofieldia glutinosa (Seite 465).

(f) Flügelbildungen. Sie spielen unter den Progressionen, die zu einer Vergrößerung der Samenoberfläche führen, die wichtigste Rolle.

In einigen Formenkreisen läßt sich die Entstehung der Samenflügel Schritt für Schritt verfolgen. Dabei zeigt sich, daß die Flügelung zwar am liebsten als Folgeprogression in Gattungsgruppen mit von Haus aus deformierten Samen induziert wird, aber auch unabhängig von der Samengestalt entstehen kann.

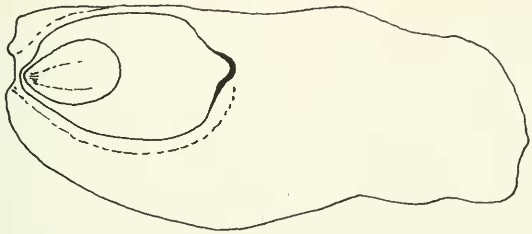


Abb. 2: Längsschnitt durch einen Samen von Hosta ventricosa. 12 mal vergrößert.

Beispiele für geflügelte Samen in einer ihrer Samenform nach weitgehend ursprünglichen Gattungsgruppe liefern die Ixieen Acidanthera, Gladiolus und Watsonia. Die am Chalaza- und häufig auch am Mikropylende etwas verbreiterten Flügel greifen bei ihnen meist ringförmig um den kugeligen oder ovalen (Watsonia) Samenkörper herum. Die ersten Anfänge einer Flügelbildung verraten sich an den Samen von Freesia, Lapeyrousia cruenta und Schizostylis, deren seitlich zusammengedrückte Raphe den Samen sichelförmig umfaßt.

Häufiger entstehen die Flügel allerdings im Anschluß an eine Deformation der Samen. Welcher Art diese ist, hat an sich auf die Flügelbildung keinen Einfluß. Breit geflügelte Samen gibt es in Formenkreisen (a) mit langgestreckten, (b) mit durch allseitigen Druck kantigen und (c) mit flach scheibenförmigen Samen. Für die eine Möglichkeit geben Melanthium und Veratrum ansehnliche Beispiele ab, für die andere etliche Asphodelaceen (Seite 341), wie Aloe saponaria und variegata, Bulbine namaensis, Eremurus, Gasteria

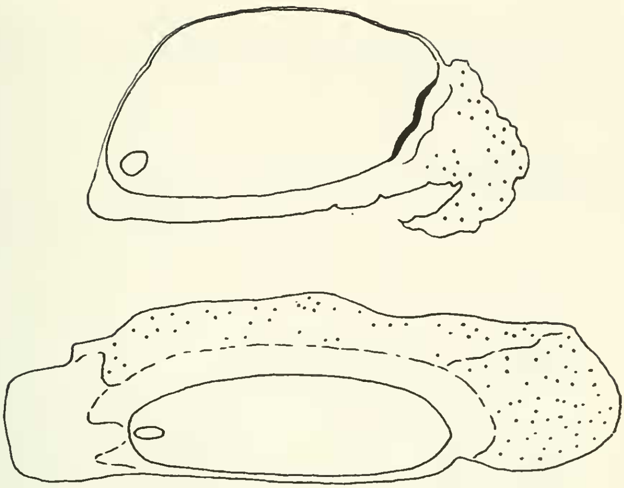
(Abb. 20) und Haworthia, für die letzte viele Gattungen aus allen möglichen Familien, wie Albuca, Cardiocrinum, Dioscorea, Doryanthes palmeri, Drimia, Fritillaria, Furcraea, Habranthus, Hosta (Abb. 2), Lilium, Nomocharis, Sprekelia, Urginea und andere mehr. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß für die Flügelbildung keineswegs der Besitz einer Raphe Voraussetzung ist. Das beweisen die atropen, ringsum geflügelten Samen von Haemodorum und Lachnanthes sowie der oben erwähnten Aloineen. Bei Agapanthus überschneiden sich Streckung des Samenkörpers und Kantenbildung, zu denen sich als weitere Progression ein stattlicher Flügel am Chalazaende des Samens gesellt.

Ein stark abgeleitetes Merkmal ist der Besitz von Feilspan-Samen. Bei den Liliifloren sind solche selten, ohne indessen ganz zu fehlen. Derartig kleine, längliche, häufig ein trockenes, terminales Anhängsel führende Samen gibt es bei Aletris, Narthecium (Abb. 28), Petrosavia, Tofieldia und Xerophyta. Ihre Länge beträgt zum Teil nur 0,6 - 1,2 mm. Bei den im Vergleich zu den meisten Liliifloren weiter fortgeschrittenen Bromeliaceen und Juncaceen sind feilspanartige Samen ungleich häufiger und bei den Burmanniaceen sind sie ein Familienmerkmal.

B. Eläosomen und homologe Anhängsel.

In der Regel nimmt mit der Reife der Wassergehalt der Samenschale wie des ganzen Samens drastisch ab. Im Verlauf der Eintrocknung färbt sich die bis dahin chlorophyllhaltige oder farblose Samenschale durch Phlobaphene braun oder durch Phytomelan schwarz. Dieser nekrotischen Veränderung verfällt in der Regel die ganze Samenschale, das heißt, Chalaza und Raphe ebenso gut wie das Ä.I. Bisweilen werden jedoch begrenzte Stellen der Samenschale von der Eintrocknung ausgespart. In diesen Bezirken bleibt das Gewebe farblos und parenchymatisch; seine Zellen sind dünnwandig, meist isodiametrisch oder radial gestreckt und häufig prall mit Ölplasma und fettem Öl gefüllt. In diesem Fall spricht man von Eläosomen.

Bei Gagea, Erythronium, Trillium und vermutlich noch weiteren Genera führen die Zellen, aus denen das Eläosom hervorgeht, im unreifen Samen wenig oder fast keine Lipoide, sondern massenhaft Stärke, die erst bei der Reife in fette Öle um-



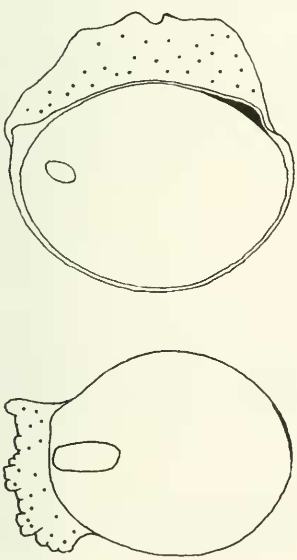


Abb. 3: Längsschnitte durch die Samen von Erythronium dens-canis (oben), Patersonia occidentalis (Mitte oben), Trillium erectum (Mitte unten) und Scilla bifolia (unten). Die Eläosomen sind durch Punktierung gekennzeichnet. Alle Figuren 12 mal vergrößert.

gesetzt wird. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Samen-Anhängseln von Colchicum autumnale, nur unterbleibt bei ihnen die Umwandlung der Stärke. Somit liegt hier eine Neotenie vor.

Es ist seit alters bekannt, daß die Eläosomen morphologisch ganz verschiedener Natur sind. Das trifft auch für die der Liliifloren zu. Begrenzte [1] Eläosomen entstehen

(a) aus der Chalazaregion. Beispiele: die paläarktischen Erythronium-Arten (Abb. 3), Galanthus, Leucojum vernum. Mit Einschränkung kann auch Hermodactylus tuberosus hierher gestellt werden. Um ein den Chalaza-Eläosomen homologes Gebilde handelt es sich bei den stärkeführenden Samenanhängseln von Colchicum autumnale.

(b) Eläosomen aus dem Chalazagebiet und der Raphe: Gagea Untergattung Gagea (z.B. G. pusilla) und Patersonia occidentalis (Abb. 3). Die Samen dieser Iridacee führen außerdem am Mikropylende eine dem Chalaza-Anhängsel ähnliche Wucherung, die aber zum Unterschied von diesem keine Lipoide speichert.

(c) Eläosomen aus der Raphe oder der Raphe und dem Hilum: Croomia, Scoliopus, Trillium (Abb. 3). Bei Croomia sind die Ränder des Samenanhängsels in lange Fransen zerschlissen. Die Samen von Uvularia grandiflora erinnern durch ihr großes, blasses Anhängsel an jene von Trillium, aber es enthält nur wenig Ölplasma und kann deshalb kaum als Eläosom bezeichnet werden.

(d) Aus dem Hilum entspringen sehr wahrscheinlich die Eläosomen von Caesia parviflora (Abb. 19), Johnsonia, Stemona japonica (Abb. 14) und Thysanotus multiflorus (Abb. 1), aber ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung läßt sich eine Beteiligung der Mikropyle nicht sicher ausschließen. Dagegen gehört das größere von den beiden Samenanhängseln von Stemona tuberosa so gut wie sicher dem Hilum an (das kleinere entwickelt sich aus dem Chalazagebiet). Ob

---

[1] Seltener gibt es auch diffuse, über die ganze Samenoberfläche ausgedehnte Eläosomen, so zum Beispiel bei Puschkinia, Seite 385.

es sich bei den Anhängseln dieser Art um Eläosomen handelt, ist allerdings zweifelhaft. Bei *Stemona japonica* steht die Eläosomen-Natur des Samenanhängsels außer Frage.

(e) Sofern die Samen der Scilleen ein begrenztes Eläosom führen, stammt dieses, wie BRESINSKY (1963) nachgewiesen hat, vom Ä.I. nahe der Mikropyle ab und zwar von der äußeren Epidermis. Beispiele: *Chionodoxa*, *Scilla bifolia* (Abb. 3) und *Sc. sibirica*.

C. Die Samenschale.

Die Samenschale geht im allgemeinen aus den beiden Integumenten sowie dem Chalazagebiet und der Raphe hervor, wenn eine solche überhaupt vorhanden und sie nicht abweichend entwickelt ist (z.B. als Eläosom). Von dieser Regel gibt es bei den Liliifloren ein paar Ausnahmen. (a) Die erste machen viele beerenfrüchtige Gattungen, wie beispielsweise *Convallaria*, *Ophiopogon* und *Smilax*, die zwar durchwegs bitegmische Ovula besitzen, bei denen aber das Ä.I. und die Raphe im Lauf der Reife zerfließen und im Fruchtbrei aufgehen; die Samenschale ist hier ein Produkt des I.I. und der inneren Chalazaschichten. (b) Zu den Ausnahmen gehören weiter verschiedene Amaryllidaceen-Gattungen, die wie zum Beispiel *Amaryllis* und *Nerine* unitegmische oder wie *Crinum asiaticum* integumentlose Samenanlagen und Samen besitzen. (c) Die dritte Gruppe von Ausnahmen stellen die Asphodelaceen (Seite 348) mit ihren gewissermaßen tritegmischen Samen. Bei ihnen entsteht aus einem Ringwall am Hilum (das wegen dem atropen Bauplan der Samenanlagen mit der Chalazaregion zusammenfällt) eine zusätzliche Samenhaut, die schließlich das ganze Ovulum bis zur Mikropyle bedeckt. In seiner histologischen Differenzierung verhält sich dieser sogenannte Arillus ähnlich dem Ä.I. in anderen Liliifloren-Familien. Bei den Bulbineen ist seine Innenepidermis sogar als Lipoidschicht entwickelt, ähnlich der Innenepidermis im Ä.I. bei vielen Iridaceen.

An unreifen Samen besteht die Samenschale mit Ausnahme des Raphenbündels aus parenchymatischem Gewebe. Die beiden Integumente führen auf ihrer Außen- und Innenseite eine Cuticula. Wenigstens in diesem Zustand, häufig sogar noch am reifen Samen, läßt sich die Grenze zwischen den Integumenten an der mit

Sudan III kräftig färbbaren Zwischencuticula nachweisen. Nicht selten weicht das Ä.I. durch das Vorkommen von Chloroplasten und zum Teil auch von Stärkekörnern vom stets Chlorophyll- und Stärke-freien I.I. ab.

Für einige Formenkreise, wie zum Beispiel die ganzen colchicoiden Liliifloren, ist das vorübergehende Vorkommen von Chloroplasten und Stärke in Ä.I., Chalazaregion und Raphe bezeichnend. Besonders Chalaza und Raphe neigen dazu, zeitweilig Stärke zu akkumulieren. Nicht selten bleiben Reste davon bei der Reife erhalten. Bei Cyanastrum übernimmt sogar das stärkereiche Chalazagewebe (Chalazosperm) die Funktion des Nährgewebes. In den meisten stärkehaltigen Samenschalen führen die gemeinsame Außenepidermis von Ä.I., Chalaza und Raphe weder Chloroplasten noch Stärke. Das gilt auch für die Innenepidermis des Ä.I., wenn sie, wie bei vielen Iridaceen, eine Lipoidschicht erzeugt. Bisweilen findet sich aber auch oder nur (Paris quadrifolia) in der Außenepidermis der unreifen oder der reifen Samenschale Stärke. Regelmäßig scheint das bei den Parideen der Fall zu sein, es kommt aber auch bei Calochortus, Dipidax (Abb. 25), Ornithoglossum und Veratrum vor.

Das äußere Integument (Ä.I.) wird bei den Liliifloren im allgemeinen mehrschichtig. Dadurch unterscheidet es sich von dem meist nur zweischichtigen Ä.I. sehr vieler anderer Monokotyledonen und erinnert an das der holzigen Polycarpicae. Im Gegensatz zu NETOLITZKY (1926), der das zwei- oder höchstens dreischichtige Ä.I. als ursprünglich ansah (wahrscheinlich mit Rücksicht auf die für primitiv gehaltenen Alismataceen, Gräser, Potamogetonaceen, Sparganiaceen, Typhaceen und andere), vermute ich in dem armschichtigen Ä.I. eine Neotenie. Einzelne Gattungen mit zweischichtigem Ä.I. gibt es in mehreren Familien der Liliifloren; zu diesen Gattungen gehören Alania, Aristea, Cardiocrinum, Helonias, Narthecium, Nivenia, Notholirion, Reya, Streptopus, Tofieldia, Tricyrtis und einige mehr. Regelmäßig sind nur die Conostylideen (ohne Lanaria und Lophiola), Haemodoreen (Abb. 32), Taccaceen (Abb. 31), Velloziaceen und - wenn man sie zu den Liliifloren rechnen will - auch die Burmanniaceen, Corsiaceen, Philydraceen und Pontederiaceen (ausgenommen Pontederia) durch ein aus zwei Zellschichten bestehendes Ä.I. gekennzeichnet. Unter diesen findet sich nur bei den Taccaceen eine bemerkenswerte Anhäufung altertümlicher Merk-

male, wogegen sich die übrigen teils infolge ihres regelrechten Stärkeendosperms (Conostylideen, Haemodoreen, Velloziaceen z. T., Philydraceen, Pontederiaceen), teils infolge ihrer verkleinerten, endospermarmen Samen (Burmanniaceen, Corsiaceen) bereits über den Rahmen der eigentlichen Liliifloren hinausentwickelt haben.

Bei der Samenreife erfahren das Ä. I. und mit ihm die Raphe sowie die peripheren Schichten des Chalazagebietes mehr oder weniger starke Veränderungen nach einem der folgenden Muster:

(1.) Das zunächst farblose Zellplasma geht zugrunde. Dabei färbt es sich durch Phlobaphene, die regelmäßig in nekrotischen Geweben entstehen, rot- oder gelbbraun. Dieser Vorgang hängt mit dem starken Wasserentzug zusammen, den die Samen beim Reifen erleiden; er unterbleibt bei den wässerigen Samen vieler tropischer Amaryllidaceen (Seite 400). Die degenerierten, Gerbstoff-artigen Plasmareste füllen die Zellen teils aus, teils sind sie auf Wandbeläge beschränkt. Die Zellen erscheinen dann leer, das heißt luftgefüllt, sofern sie nicht in sich zusammenfallen.

In einigermaßen reiner Ausprägung wird dieser Fall von Androcymbium, Cipura, Colchicum, Dioscorea, Dietes, Fritillaria imperialis, Gagea, Iphigenia, Lilium martagon, Ornithoglossum, Stenomeris, Tulipa und Walleria verkörpert. Von diesem wahrscheinlich ursprünglichsten Verhalten des Ä. I. läßt sich das der übrigen Liliifloren zwanglos abgeleitet denken.

(2.) Schon bei einem Teil der oben genannten Gattungen zeichnet sich eine Differenzierung des Ä. I. in mehr und weniger Phlobaphen-haltige Schichten ab. So sind beispielsweise bei Dioscorea und Stenomeris die Außen- und Innenepidermis intensiv rotbraun gefärbt, die dazwischen liegenden Zellschichten dagegen viel blasser. Diese Tendenz, die Phlobaphen-Bildung schichtweise oder im ganzen einzuschränken, ist bei den Liliifloren weit verbreitet, besonders bei den beerenfrüchtigen, aber nicht nur bei diesen. Im einzelnen lassen sich folgende, mitunter familienspezifische Differenzierungsmuster erkennen:

(a) Außen- und Innenepidermis des Ä. I. Phlobaphenhaltig, die mittleren Schichten mehr oder weniger farblos: Epipetrum (Abb. 13).

(b) Nur die Außenepidermis Phlobaphen-haltig, das übri-

ge Ä.I. fast farblos: Behnia, Clintonia (Außenepidermis schwach gefärbt), Doryanthes, Stemona. Bei der zuletzt genannten Gattung sind in das blasse Grundgewebe isolierte, kräftig rotbraun gefärbte Zellen eingesprengt.

(c) Außenepidermis farblos, das übrige Ä.I. oder nur die Innenepidermis Phlobaphen-haltig: Croomia, Paris, Rajania, Scoliopus, Tamus, Trichopus, Trillium.

(d) Das ganze Ä.I. bis auf einzelne, Phlobaphen-führende Zellen, die in das Grundgewebe eingestreut sind, farblos: Drymophila cyanocarpa.

(e) Das ganze Ä.I. Phlobaphen-frei. Dieser am stärksten vereinfachte Fall, bei dem das Ä.I. auf der Entwicklungshöhe stehenbleibt, die es im unreifen Samen einnimmt, ist sehr weit verbreitet. Es gibt ihn bei kapsel-, nuß- und beerenfrüchtigen Gattungen. Beispiele: Acanthocarpus, Calochortus, Convallaria, Conostylis, Dracaena, Lapageria, Lomandra, Narthecium, Nolina, Notholirion, Ophiopogon, Polygonatum, Reya, Smilax, Tofieldia und andere mehr. In den beerenfrüchtigen Formenkreisen zerfließt das Ä.I. häufig mit der Reife und geht im Fruchtbrei auf; bleibt es aber erhalten, dann ist es, teils insgesamt, teils nur seine Außenepidermis, häufig etwas verholzt.

(3.) Bei den korallenroten oder orangefarbenen Samen von Bomarea, Gloriosa und Littonia gibt nur die Außenepidermis ihren Plasmainhalt auf. Dieser erzeugt bei den zwei zuletzt genannten Gattungen einen roten Farbstoff, der in die verdickten Außenwände der Epidermiszellen eingelagert wird. Das übrige Ä.I. trocknet nicht aus, wie bei den meisten anderen, kapselfrüchtigen Liliifloren, sondern es behält seinen plasmatischen Zellinhalt bei. Die Samen der drei genannten Gattungen führen eine regelrechte Sarkotesta. Angenähert gibt es eine solche auch bei Uvularia und vielen Iridaceen, bei denen die Innenepidermis des Ä.I. als Lipoidschicht entwickelt ist.

Der Besitz einer Sarkotesta gilt bei den Angiospermen als ein urtümliches Merkmal (LEWINA 1957, TACHTADSCHAN 1959). Auf die Liliifloren läßt sich diese Annahme nicht ausweiten. Wo immer bei diesen eine gut ausgebildete Sarkotesta vorkommt, verliert die Samenschale jede Bedeutung für den mechanischen Schutz

des Samens; aber gerade das ist, wie die Verhältnisse bei den Magnoliaceen lehren, eine ihrer primären Funktionen. Diese Aufgabe übernimmt bei Bomarea, Gloriosa und Littonia wie bei vielen anderen Liliifloren das Endosperm.

(4.) Um eine Weiterentwicklung der als ursprünglich angenommenen, eintrocknenden, Phlobaphen-haltigen Samenschalen handelt es sich bei den Gattungen, die in ihrer Außenepidermis die Phlobaphene durch Phytomelan ersetzen. Wegen Einzelheiten über Entstehung und Struktur der Krustenschicht vergleiche man Seite 240. Mit Phytomelan inkrustierte Samen sind bei den Monokotyledonen fast ganz auf die im folgenden als asparagoide Liliifloren bezeichneten Familien beschränkt. So gut wie die Fähigkeit, Phlobaphene zu erzeugen, infolge regressiver Evolution verloren gehen kann, wird auch die Phytomelan-Bildung bisweilen wieder aufgegeben. Das ist zum Beispiel bei Samuela, Scilla bifolia und einigen anderen Scilleen [1] sowie zahlreichen Amaryllidaceen der Fall.

Die äußere Epidermis der Samenanlagen setzt sich in der Regel aus isodiametrischen Zellen zusammen. Mit dem Anschwellen der Ovula ändert sich jedoch häufig die Zellform und zwar folgendermaßen:

(a) Die Zellen flachen sich zu polygonalen (häufig hexagonalen, seltener quadratischen) Tafeln ab. Hiefür gibt es zahlreiche Beispiele aus vielen Familien (Agapanthus, Agave, Colchicum, Cyanella, Iris, Lloydia, Narcissus und andere mehr).

(b) Die Zellen strecken sich palisadenförmig. Damit geht häufig (Astelia, Cordyline, Dianella, Excremis, Geitonoplesium, Hypoxis, Lanaria, Simethis, Stypandra), aber keineswegs immer [2] die Ausbildung einer massiven Phytomelankruste Hand in Hand.

---

[1] Zu diesen gehört auch Puschkinia, bei der die ganze Außenepidermis der Samenschale in ein Eläosom umgewandelt ist (BRESINSKY 1963).

[2] nicht bei Patersonia occidentalis und Watsonia.

(c) Die Zellen strecken sich tangential, meist parallel zur Samenachse, seltener quer dazu, unregelmäßig längs und quer oder - wenn man Philydrum zu den Liliifloren rechnet - sogar schraubig. Häufig, aber nicht in allen Fällen ist diese Progression mit einer tafelförmigen Abflachung der Epidermiszellen verbunden; bei Curculigo glabrescens fällt sie sogar mit einer palisadenförmigen Zellstreckung zusammen.

Längsgestreckte Epidermiszellen herrschen bei Gattungen mit länglichen Samen vor (Aletris, Anigozanthos, Helonias, Narthecium, Patersonia, Schizocapsa, Stemona tuberosa, Tofieldia, Zygadenus), aber daneben gibt es einerseits kugelige Samen mit sehr langen und schmalen Epidermiszellen (Curculigo glabrescens, Sansevieria) und andrerseits ausgesprochen langgestreckte Samen mit in der Aufsicht isodiametrischen Epidermiszellen (Agapanthus, Phormium, Veratrum).

Quer gestreckte Epidermiszellen sind ganz auf die miteinander verwandten Gattungen Calochortus, Erythronium, Tricyrtis (nur Tr. hirta) und Tulipa beschränkt.

Auf den Flügeln tendieren die äußeren Epidermiszellen zu radialer Streckung, während sie über dem Samenkörper meist an der polygonalen Grundform festhalten (Acidanthera, Dioscorea z.T., Gladiolus). Bemerkenswert sind auch die einseitig geflügelten Samen von Stenomeris, bei denen die fächerförmige Streckung der Epidermiszellen vom Flügel auf den Samenkörper übergreift. Fächerförmig gestreckte Epidermiszellen bedecken auch die flügellosen, scheibenförmigen Samen von Rajania.

Beispiele für regellos längs und quer gestreckte Epidermiszellen, häufig mit reichlich ungestreckten dazwischen, liefern Dioscorea asterostigma (besonders auf den Flügeln), Dracaena draco, Polygonatum (hier zerfließt das Ä.I. bei der Reife) und Trichopus.

(d) Die Zellen verzahnen sich mit welligen, antiklinen Wänden. Das ist vor allem bei scheibenförmig abgeflachten

Samen häufig der Fall, wie die Beispiele Albuca, Drimia, Fritillaria (ohne Fr. imperialis), Galtonia, Lilium z.gr.T., Rhinopetalum und Urginea lehren, kommt aber außerdem in einigen Gattungen mit rundlichen Samen vor (Alania, Behnia, Bowiea, Clintonia, Drymophila, Nothoscordum, Tristagma).

Im allgemeinen ist die Außenwand der Epidermiszellen eben oder nur leicht eingesenkt, beziehungsweise gewölbt; aber daneben gibt es ein paar Gattungen, bei denen sie in Papillen (Caesia, Chlorophytum, Crocus, Romulea z.T., Xeronema) oder sogar in Haare (Blanfordia, Eriospermum, Wachendorfia, Walleria [1]) ausgestülpt ist.

Nicht selten sind die Wände der äußeren Epidermiszellen - im allgemeinen durch Auflagerung von Zellulose - verdickt, zumal in Gattungen, bei denen die Zellen weder vollständig kollabieren noch mit Phytomelan-Füllungen ausgegossen sind. Die Wandverdickung beschränkt sich in der Regel auf die Außenwand der Zellen (Beispiele: die meisten Iris-Arten, Paris, Uvularia und viele mehr), gelegentlich greift sie auch auf die antiklinen Wände über (Nolina beldingii, Patersonia occidentalis und die Ixieen Crocosmia, Pentamenes, Schizostylis und Sparaxis); Acanthocarpus und Dracaena (Abb. 16), weniger ausgeprägt auch Melanthium und Walleria sind durch allseitig verdickte Epidermiszellen ausgezeichnet. Bei Sansevieria (Abb. 17) sind die antiklinen Wände und die Innenwand mächtig verdickt, die Außenwand dagegen wenig oder nicht. Von hier aus ist es nur ein kleiner Schritt zu den "ringförmigen" Epidermiszellen von Lomandra, von denen am reifen Samen nur die dicken Radialwände erhalten bleiben, während die periklinen Wände degenerieren. Bemerkenswert sind ferner die von NAGY (1927) beschriebenen Verhältnisse bei Iris flavissima (arenaria). Hier ist die tangentiale Innenwand am stärksten verdickt, die Außenwand weniger stark und die antiklinen Wände sind es am schwächsten.

In manchen Genera verdanken die Epidermiszellen ihre

---

[1] Die mit Warzen übersäten Samen dieser Gattung scheinen auf den ersten Blick kahl, aber auf dem Scheitel jeder Warze tragen sie einen winzigen Haarbüschel (Abb. 24).

Festigkeit weniger einer Zelluloseschicht als der Einlagerung von Lignin in die Wände. Namentlich bei den Gattungen um Calochortus, Fritillaria und Melanthium ist die Außenepidermis der Samenschale häufig stark verholzt.

Sofern die Außenepidermis nicht kollabiert, sind häufig ihre Radial- und bisweilen auch ihre Tangentialwände getüpfelt. Beispiele liefern die Gattungen Calochortus, Dracaena, Hexacyrtis, Melanthium (Abb. 29), Ornithoglossum, Paris, Patersonia (nur P. occidentalis), Sabadilla, Sansevieria, Vellozia, Veratrum, Walleria, Xerophyta, Zygadenus und andere mehr. Wegen der gefensterten Außenwand der äußeren Epidermiszellen von Calochortus vergleiche man Seite 466.

Bei den asparagoiden Liliifloren (Seite 510) und einigen anderen erzeugen die äußeren Epidermiszellen an Stelle von Phlobaphenen Phytomelan. Während die Gerbstoff-Derivate überall in der Samenschale vorkommen können, ist die Phytomelan-Bildung auf die Außenepidermis des Ä. I., der Chalazaregion und der Raphe beschränkt. Das Phytomelan ist eine vollkommen opake, spröde, kohlenartige Masse von sehr hohem Kohlenstoff-Gehalt. Über seine chemische Zusammensetzung ist nur bekannt, daß in ihm Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältnis 2 : 1 vorhanden sind, was auf eine Herkunft durch Dehydrierung von Kohlehydraten hinweist (DAFERT 1932). Es ist einer der gegen chemische Einwirkungen widerstandsfähigsten Körper, die von Pflanzen erzeugt werden.

Die Entstehung der epidermalen Phytomelankruste beobachteten ROBBINS und BORTHWICK (1925) an Asparagus. Dabei beschichtet sich die Außenwand mit einem zunächst farblosen, gallertigen Belag, der allmählich fast das ganze Zellumen einnimmt und das Zellplasma auf eine dünne, der Innenwand anliegenden Platte zusammenschrumpfen läßt. Die Schwärzung setzt zunächst auf der Außenseite des die Zelle ausfüllenden Gallertpfropfs ein und schreitet nach innen fort. Zuletzt wird sogar in die Radialwände Phytomelan eingelagert, wodurch eine homogene, schwarze Kruste entsteht; nur auf der Außenseite bleibt eine feine, pektinartige Membran farblos. Soweit sich die von mir untersuchten Stichproben verallgemeinern lassen, verhalten sich die anderen Liliifloren mit schwarzkrustiger Samenschale ganz ähnlich. Nicht selten verdickt sich jedoch die Außenwand der Epidermiszellen, die später die Krustenschicht liefert, viel schwächer als

oben beschrieben. In diesem Fall behalten die Zellen bis zur Reife ein geräumiges, wasser- und später luftgefülltes Lumen bei, sofern sie nicht zusammenfallen.

Die Mächtigkeit der Phytomelankruste ist im einzelnen sehr verschieden:

(a) Eine ungewöhnlich mächtige Krustenschicht von 70 - 180 μ Dicke kennzeichnet die Samen von Astelia (Abb. 18), Cordyline, Geitonoplesium (Abb. 15), Simethis, den Dianelleen und Hypoxidaceen (Abb. 23). Die meisten, aber mitnichten alle diese Gattungen führen Beerenfrüchte.

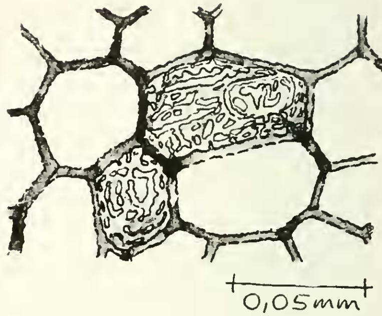
(b) Eine 10 bis etwa 40 μ mächtige Phytomelanschicht gibt es bei den meisten Allieen, Asphodelaceen, Caesieen, bei Aphyllanthes, Hemerocallis, Xanthorrhoea und anderen mehr. Dabei handelt es sich zum größten Teil um kapselfrüchtige Sippen. Eine Ausnahme machen Asparagus und manche Yucca-Arten (die Yucceen gehören teils zu dieser Gruppe, teils zur nächsten).

(c) Eine nur zwei bis höchstens 10 μ dicke Phytomelankruste besitzen die Agapantheen, Agaveen, Amaryllidaceen (soweit ihre Samen überhaupt Phytomelan führen), Bowieen, Chlorogaleen, die meisten Scilleen sowie Cyanella, Herreria und Hosta.

Geringmächtige Phytomelankrusten finden sich vor allem in Formenkreisen, die auch sonst durch eine Anhäufung abgeleiteter Merkmale (Zwiebeln, Epigynie, scheibenförmige und geflügelte Samen) ausgezeichnet sind. Einer massiven Krustenepidermis, wie sie bei einigen ursprünglicheren Sippen vorkommt, ist eine dünne durch ihre geringere Sprödigkeit überlegen, ganz abgesehen von der Einsparung an Baustoffen und dem dadurch herabgesetzten Gewicht, das die Samen für die Verbreitung durch den Wind geeignet macht.

In mehreren Gattungen kommt eine dünnschichtige, von hyalinen Poren oder Fenstern durchbrochene Phytomelankruste vor. Bei den meisten von ihnen sind die Poren fein (Dipcadi, Pseudogaltonia) oder extrem fein (Albuca, Chlorogalum z.T., Eucomis, Schizobasis, Urginea z.T.) nur bei Tulbaghia (untersuchte Art: T. leucantha) fand ich die schwarze Kruste von großen, teilweise zusammenfließenden Poren gefenstert (Abb. 4).

Abb. 4: Außenepidermis der Samenschale von Tulbaghia leucantha mit groben, hyalinen Poren in der Phytomelankruste.



In die Außenepidermis sind hin und wieder Zellen eingestreut, die ganz an in der Entwicklung stecken gebliebene Spaltöffnungs-Mutterzellen erinnern. Solche fand NAGY (1927) allgemein bei den an trockenen Standorten lebenden und durch nicht schwimmfähige Samen ausgezeichneten Bartschwertlilien (Iris sectio Iris, Pogoniris), nicht dagegen bei den Iris-Arten mit schwimmfähigen Samen. Deshalb vermutet NAGY in diesen Scheinstomata eine Vorrichtung für rasche Wasseraufnahme der Samenschale. Außerdem beobachtete ich Scheinstomata bei Cyanella lutea und selten schön bei Dioscorea asterostigma, bei dieser Art zumal auf den Samenflügeln, wo die scheinbaren Spaltöffnungs-Mutterzellen degenerieren und die Epidermis deshalb perforiert erscheint.

Regelrechte Stomata sollen in der Samenschale von Nerine und einigen anderen Amaryllidaceen mit grünen und saftreichen Samen vorkommen (Seite 400).

Ein ganz merkwürdiges Beispiel für eine in verschiedenartige Zellen differenzierte Außenepidermis liefert Dipidax triquetra (Abb. 25).

Die Mehrheit der äußeren Epidermiszellen führt hier in gewohnter Weise Phlobaphen, aber eingestreut zwischen diesen rotbraunen Gerbstoffzellen finden sich einzelne, farblose, Stärkeführende Zellen (Seite 422).

Sofern das Ä.I. nicht bei der Reife zerfließt oder wie bei Bomarea und Gloriosa beerenartig ausgebildet ist, degeneriert das Zellplasma der zwischen Außen- und Innenepidermis

eingeschlossenen Parenchymschichten weitgehend. Dabei kollabieren die Zellen entweder, oder sie behalten ihre ursprünglichen Dimensionen bei, erscheinen dann aber nahezu leer, das heißt, sie sind mit Luft gefüllt. In beiden Fällen wird das degenerierte Gewebe in der Regel durch Phlobaphen-artige Plasmareste heller oder dunkler gefärbt. Zu einer Längs- oder Querstreckung der Zellen kommt es nur selten. Das eine ist regelmäßig bei Patersonia glauca, das andere bei Stemona (hier aber nur bei den an die Innenepidermis angrenzenden Schichten) der Fall. Die primären Zellwände der Zwischenschichten sind häufig schwach verholzt, vorzugsweise bei den Genera, in denen das Gewebe nicht kollabiert. Mitunter sind die Zellwände der Zwischenschichten durch Zellulose-Auflagen verdickt und dann in der Regel getüpfelt, so bei Dracaena draco, Patersonia glauca, Stemona und Walleria (hier sind nur die subepidermalen Schichten ähnlich der Epidermis getüpfelt). Bei Iris sectio Iris sind in der Mikropylgegend und - weniger ausgeprägt - auch am Hilum, abgesehen von den äußeren Epidermiszellen, auch die angrenzenden Parenchymzellen dickwandig und getüpfelt (NAGY 1927).

Bei vielen in ihren vegetativen Organen Raphiden führenden Gattungen sind in das Parenchym der Samenschale einzelne, zum Teil blasig erweiterte Zellen eingestreut, die ein Raphidenbündel enthalten. Bis auf Schizocapsa, bei der die äußeren Epidermiszellen vielfach Raphiden führen, fand ich Außen- und Innenepidermis des Ä.I. stets Raphiden-frei. Andere Kristallformen sind in den Zwischenschichten selten. Ich fand solche nur bei Watsonia (Seite 434), hier aber in beiden untersuchten Arten und in allen Zellen der 1 - 3 auf die Außenepidermis folgenden Parenchymschichten.

Bei den meisten Liliifloren richtet sich die Innenepidermis des Ä.I. nach den Zwischenschichten. Wie diese behält sie die ursprüngliche, isodiametrische Zellform solang bei, bis der Wasserentzug bei der Reife das Zellplasma zum Absterben bringt und die Zellen infolgedessen mehr oder weniger vollständig in sich zusammenfallen. Von dieser Regel gibt es jedoch ein paar wichtige Ausnahmen.

(1) Die Zellen der Innenepidermis weichen durch ihre Gestalt von den isodiametrischen oder zusammengedrückten Zellen der Zwischenschichten ab.

(a) Transversale Streckung. An erster Stelle sind hier die quer gestreckten, inneren Epidermiszellen zu nennen. Dafür gibt es unter den Familien mit mehrschichtigem wie auch unter jenen mit einem zweischichtigen Ä.I. Beispiele. In die erste Gruppe gehören die Parideen, die Roxburghiaceen und Trichopus. Bei ihnen sind die tangentialen Wände der quergestreckten Zellen flach. Die andere Gruppe wird durch einen Teil der Conostylideen (Anigozanthos, Blancos, Conostylis), Streptopus und die Taccaceen (Abb. 31) verkörpert. Die Samen dieser Sippen sind hauptsächlich durch die eigentümlich geformten inneren Epidermiszellen längs gerippt. Was die Gestalt dieser Querzellen angeht, ist einerseits zwischen Streptopus und andrerseits den Conostylideen und Taccaceen zu unterscheiden. Bei Streptopus ist nämlich nur die innere Tangentialwand im mittleren Teil nach innen gewölbt, wogegen die äußere wie bei den Gattungen mit mehrschichtigem Ä.I. flach bleibt. Im Gegensatz dazu sind bei den Taccaceen und den genannten Conostylideen-Gattungen entweder die äußere und innere Tangentialwand ungefähr gleichermaßen tief U- oder V-förmig eingesenkt oder es ist nur die äußere Wand eingesenkt.

Mit Ausnahme von Schizocapsa und Trichopus sind bei den Gattungen mit einer aus quergestreckten Zellen bestehenden Innenepidermis die äußeren Epidermiszellen meist deutlich längs gestreckt.

(b) Zu einer antiklinen Streckung der inneren Epidermiszellen kommt es bei Hexacyrtis (Colchicaceen), manchmal auch bei Colchicum und regelmäßig bei einigen Ixieen (Acidanthera, Babiana villosula, Geissorrhiza, Kentrosiphon).

(2) Die Zellen der Innenepidermis weichen durch ihren Inhalt oder die Beschaffenheit ihrer Wände von den Zwischenschichten ab.

(c) Die Zellen der Innenepidermis sind im Gegensatz zu den austrocknenden oder kollabierenden Zwischenschichten prall von halbflüssigen oder seltener festen, amorphen Massen ausgefüllt. Das ist einerseits bei der schon erwähnten Hexacyrtis der Fall, bei der die Innenepidermis Plasma-artige, farblose, lipoidarme, aber äußerst Alkaloid-reiche Massen führt und andrerseits bei Uvularia und den meisten Iridaceen, bei denen die Innenepidermis Ölplasma und freie, fette Öle speichert.

(d) Als Kristallschicht ist die Innenepidermis bei den meisten Dioscoreaceen nebst Trichopus ausgebildet (Abb. 13). Bei diesen liegt in jeder Zelle, eingebettet in eine "Kristalltasche", ein farbloser, monokliner Einzelkristall aus Calciumoxalat. Diese "Kristalltasche" ist eine Mulde in der Außenseite des erstarrten und durch Phlobaphene rotbraun gefärbten Zellplasmas, das sich der Innenwand und den Radialwänden anlegt, die äußere, perikline Wand jedoch zum größten Teil ausspart.

(e) Mitunter sind die primären Zellwände der Innenepidermis leicht verholzt, während die des übrigen Ä.I. entweder ganz unverholzt oder sehr viel schwächer verholzt sind. Das ist bei vielen Colchicaceen (Seite 424) zu beobachten, außerdem bei Bomarea edulis und Tricyrtis latifolia. Am stärksten ist die Verholzung der Innenepidermis bei Uvularia grandiflora; sie dehnt sich hier über die ganze Dicke der Zellwände aus.

Das innere Integument (I.I.) besteht bei fast allen Liliifloren aus zwei Zellschichten, die aber an reifen Samen häufig nicht mehr unterscheidbar sind, weil nämlich das I.I. in noch größerem Ausmaß als das Ä.I. zum Degenerieren neigt. Regelmäßig dreischichtig fand ich das I.I. nur bei Tamus, nicht aber den übrigen Dioscoreaceen; bei diesen beobachtete ich nur ausnahmsweise eine Verdopplung der inneren Zellschicht des I.I., die sich aber auf eng begrenzte Stellen beschränkt (z.B. Dioscorea asterostigma). Samen von Dioscorea sinuata, deren I.I. nach SUESSENGUTH (1920) vierschichtig wird, hatte ich nicht zur Hand.

Der Besitz eines gut ausgebildeten, mit Phlobaphenen imprägnierten I.I., das im reifen Samen seine Zellgliederung beibehält, muß als ein ursprüngliches Merkmal gelten, zumal in Formenkreisen, bei denen das Ä.I. wohl entwickelt ist. Dafür liefern die Colchicaceen und Dioscoreaceen Beispiele. In den meisten Entwicklungslinien kommt es indessen zu einer fortschreitenden Korrelation in der Ausbildung der beiden Integumente. Am deutlichsten zeigt sich die gegenseitige Abhängigkeit von Ä.I. und I.I. einerseits bei Aristea, Nivenia und den Taccaceen, deren Ä.I. auf zwei Zellschichten reduziert ist und andrerseits bei den Gattungen, deren Ä.I. eine massive Phytomelankruste erzeugt. Bei den erstgenannten ist das Ä.I. in der Regel nicht nur gut erhalten, sondern z.T. stark differenziert, bei den anderen dege-

neriert es vollständig und verliert seine zelluläre Struktur.

Geht man von der Annahme aus, das I.I. bestehe ursprünglich aus isodiametrischen, jedoch infolge des Wasserentzugs, den das Gewebe bei der Reife erleidet, häufig abgeflachten Zellen, die von Phlobaphen-artigen Plasmaresten ausgegossen oder von derartigen Wandbelägen ausgekleidet werden, dann wiederholen sich im I.I. in großen Zügen die schon vom Ä.I. her bekannten Progressions- und Degenerationsformen.

(1.) Abwandlungen der ursprünglichen Zellform.

(a) Längs- oder Querstreckung der Zellen. Bei Aletris, vielen Conostylideen, den Taccaceen (Abb. 31), Tamus und einigen anderen strecken sich die Zellen der äußeren, bei Uvularia grandiflora die der inneren Schicht längs. Kreuzweise ist das I.I. von Danaë und Semele geschichtet; die Zellen der Außenschicht sind längs, die der Innenschicht transversal gestreckt.

(b) Die Zellen der Außenschicht sind bei den Taccaceen nicht nur längs, sondern außerdem radial gestreckt (Abb. 31). Da jedoch die Längsstreckung die Radialstreckung übertrifft, ist das nur an Querschnitten zu erkennen. In reiner Ausprägung fand ich palisadenförmig gestreckte I.I.-Zellen nur um die Mikropyle herum, hier aber bei den dioscoreoiden, colchicoiden und haemodoroiden Liliifloren häufig. Trotzdem stoßen nur wenige Gattungen (Lomandra, Tamus) die Mikropylregion des I.I. bei der Keimung als Samendeckel ab.

(c) Die Zellen der Innenschicht blasig erweitert und uhrglasförmig nach innen gewölbt: Aristea und viele Irideen.

(2.) Abwandlungen des Zellinhalts sowie abweichende Wandbildung.

(d) An erster Stelle ist hier die Außenschicht des I.I. von Tamus zu nennen, deren Zellen nicht nur, wie oben erwähnt, längs gestreckt sind, sondern darüber hinaus mächtig verdickte und fein getüpfelte Außen- und Radialwände aufweisen. Diese Steinzellen sind unverholzt; ihre Wände bestehen aus Zellulose, außerdem sind Phlobaphene in sie eingelagert. Weniger auffallend ist die Verdickung der Außen- und Radialwände bei den Zellen der Außenschicht von Tacca; auch fand ich sie nur in einer der zwei untersuchten Arten getüpfelt. Bei Aristea und Nivenia bestehen die Zellen der Außenschicht fast nur noch aus den über-

mäßig verdickten, ungetüpfelten Zellulosewänden.

(e) In einigen Gattungen erzeugt das degenerierende Zellplasma im I. I. an Stelle von Phlobaphenen und ähnlichen, schwer löslichen Pigmenten, leicht wasserlösliche Farbstoffe. Diese sind bei Gladiolus, Wachendorfia und Tacca leuchtend karminrot bis purpurviolett, bei Calochortus und Narthecium zitronengelb.

(3.) Schichtweise oder umfassende Degeneration des I. I.

(f) Ein schichtweise differenziertes I. I. mit Ansätzen zur Degeneration von einer der beiden Schichten gibt es bei Dioscorea. Hier führen die Zellen der Außenschicht granulöses, gelbes oder farbloses Plasma, die der Innenschicht entweder amorphe, rotbraune Massen (D. asterostigma und andere Arten) oder sie sind scheinbar leer (D. balcanica). Die Zellstruktur bleibt in allen Schichten erhalten.

(g) Vielfach kollabiert eine der beiden Schichten des I. I. - meist ist es die äußere - vollständig und unter Verlust ihrer Zellgrenzen, während die andere Zellschicht mehr oder weniger deutlich erhalten bleibt. Das ist einerseits bei manchen Dioscoreaceen (Epipetrum, Rajania) und den meisten Iridaceen der Fall, bei denen die Außenschicht degeneriert, und andrerseits bei Aletris und Reya, deren Innenschicht schwächer entwickelt ist.

(h) Sehr häufig degenerieren beide Schichten des I. I. vollkommen. Am reifen Samen bleibt davon oft nur ein mit Mühe nachweisbares, strukturloses Häutchen erhalten. Dieses ist in einigen Familien (Dracaenaceen, Nolinaceen, Trilliaceen) regelmäßig gelb oder rotbraun gefärbt, meist aber fast farblos, zumal bei den Alstroemeriaceen und vielen Gattungen mit schwarzkrustiger Samenschale. Hier sind auch Libertia und Orthosanthus zu erwähnen, dessen I. I. sich in eine fast homogene, 15 - 20 μ dicke Schicht umwandelt und seine Zellgliederung dabei vollständig einbüßt.

Beide Integumente sind auf ihrer Außen- und Innenseite von einer Cuticula bedeckt, ebenso der Nucellus auf seiner Außenseite. Der spezifischen Färbbarkeit des Cutins ist es zu danken, daß sich Ä. I., I. I. und der Nucellusrest trotz ihrer starken Veränderung auch noch am reifen Samen deliminieren lassen. In der Regel führen, wie NETOLITZKY (1926) ausführt, die aus biteg-

mischen Ovula hervorgegangenen Samen drei Cuticularhäute:

(a) die Außencuticula, die die Oberfläche des Ä.I. bekleidet;

(b) die Zwischencuticula, die aus der Verschmelzung der inneren Cuticula des Ä.I. und der äußeren Cuticula des I.I. entsteht sowie

(c) die Innencuticula, an der die innere Cuticula des I.I. und die Nucelluscuticula beteiligt sind.

Während die von Haus aus einfache Außencuticula stets dünn [1] bleibt und bei den Gattungen mit zerfließendem Ä.I. am reifen Samen ganz fehlt, erreichen die zusammengesetzten Cuticulae mitunter eine bemerkenswerte Mächtigkeit.

Die kräftigsten Cuticulae fand ich bei Stenomeris, Rhipogonum (Abb. 5) und Lapageria. Die Dicke der Zwischen- und Innencuticula beträgt bei den untersuchten Samen aus der ersten Gattung durchschnittlich 10 - 12 (- 15) µ, der zweiten 8 - 10 µ und der dritten ungefähr 8 µ. Diesen stehen Reineckea, Rohdea und Smilax aspera mit einer 3 - 6 µ dicken Zwischen- und Innencuticula schon merklich nach. Doryanthes übertrifft mit seiner 2 - 3 µ dicken Zwischen- und Innencuticula noch alle ihre vermeintlichen Verwandten. Bei den dioscoreoiden und asparagoiden Liliifloren, soweit sie Beerenfrüchte tragen, und einem Teil der Conostylideen sind bis 2 µ dicke Zwischen- und Innencuticulae verbreitet, sonst sind diese im allgemeinen viel dünner, besonders bei den Formenkreisen mit einer schwarzkrustigen Samenschale.

Nicht selten verdickt sich nur die Innencuticula nennenswert; das ist im einzelnen der Fall bei Acanthocarpus (Innencuticula bis 6 µ dick), Uvularia (4 - 6 µ), Hexacyrtis, Gloriosa und Littonia (2 - 4 µ), Ruscus und Semele (2 - 3 µ), Lomandra, Luzuriaga radicans und Trichopus (2 µ).

---

[1] Am kräftigsten fand ich sie bei den Nolinaceen entwickelt, aber auch da erreicht sie nur ausnahmsweise die Dicke der Zwischen- und Innencuticula. Auch bei den weichsamigen Amaryllidaceen ist die Außencuticula gut ausgebildet.

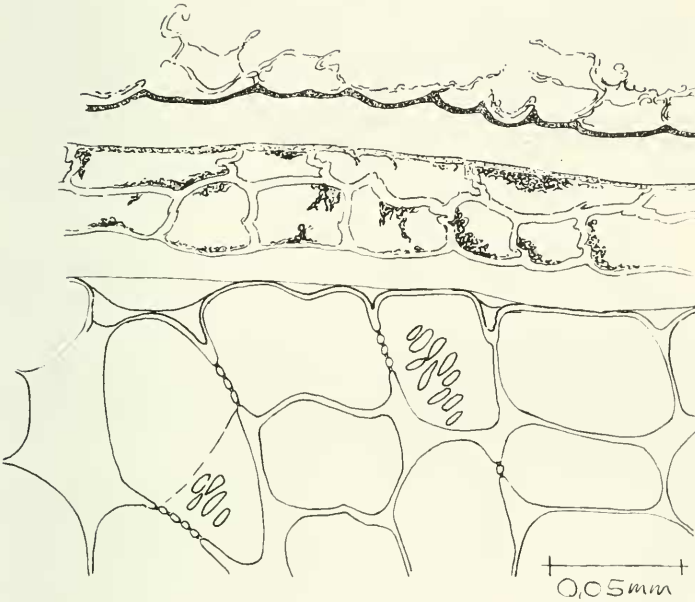


Abb. 5: Samenschale und äußeres Endosperm von Rhipogonum scandens. Man beachte die überaus mächtigen Cuticulae.

Selten ist die Zwischencuticula kräftiger als die Innencuticula. Die Beispiele sind Nivenia (Zwischencuticula bis 4 µ, Innencuticula knapp 1 µ dick), Acidanthera, Bomarea edulis und Radinosiphon (Zwischencuticula 1,5 - 2 µ, Innencuticula deutlich unter 1 µ dick).

Die Ernährung von Nucellus, Endosperm und Embryo erfolgt auf dem Umweg über die Chalaza, weil die cutinisierten Integumente keine Stoffzufuhr gestatten. Sowie Endosperm und Embryo fertig ausgesteuert sind, erzeugen die inneren Schichten des Chalazagebietes in der Regel ein Verschlußgewebe. Die peripheren Zellschichten nehmen daran nicht teil; sie verhalten sich ganz ähnlich den äußeren und mittleren Schichten des Ä.I.

Infolge seiner abweichenden Färbung hebt sich das Verschluß-gewebe meist deutlich von der übrigen Samenschale ab, sofern diese nicht mit Phytomelan inkrustiert ist. An nicht oder mäßig deformierten Samen ist die Verschlußplatte im allgemeinen rundlich, bei den scheibenförmigen wird sie häufig linealisch und verlagert sich auf eine Schmalseite (Ausnahmen: Haemodorum und Lachnanthes mit schildförmigen Samen).

In der chemischen Zusammensetzung der Verschlußplatte zeigen sich einige Unterschiede:

(a) Die inneren Zellschichten der Chalazaregion erzeugen reichlich Phlobaphene, wobei das Gewebe meist kollabiert. Abgesehen von den pinselförmig (NETOLITZKY 1926) ausgefransten Enden des Raphenbündels ist die ganze Abschlußplatte mit Phlobaphenen imprägniert, aber nicht verholzt. - So verhalten sich die meisten Genera mit einem rot- oder gelbbraun gefärbten I.I., aber auch einigen mit einem farblosen. Vor allem bei den erstgenannten ist eine große Ähnlichkeit des chalazelen Abschlußgewebes und des I.I. nicht zu übersehen.

(b) Verbreitet kommt es jedoch im Bereich der Verschlußplatte zu einer Verholzung der Zellwände, einer Neuerung, die im I.I. gewöhnlich fehlt. Diese Progression hängt mit dem Zurücktreten der Phlobaphen-Bildung im I.I. zusammen, einer Tendenz, die sich in vielen Entwicklungslinien wiederholt und die gelegentlich sogar auf die Chalazaplatte übergreift.

Die Versiegelung der Chalaza durch Phlobaphene schließt eine zarte Verholzung des Abschlußgewebes nicht aus; das bestätigen die Gattungen Dracaena, Lilium, Sansevieria, Tamus, Tulipa, Yucca und andere mehr. Schwindet jedoch die Fähigkeit zur Synthese von Gerbstoffen ganz, dann tritt eine Verholzung in großem Ausmaß - aber nur im Chalazagebiet - an ihre Stelle. Das beobachtete ich bei Allium (z.B. A. sphaerocephalum und A. ursinum), Aloe, Asphodelus, Bowiea, Camassia, Cordyline, Galanthus, Fritillaria imperialis, Ixiolirion, Notholirion, Pancratium, Ruscus und anderen mehr.

D. Der Nucellusrest.

In dem Maße, wie das Endosperm heranwächst, degeneriert der Nucellus und meistens wird er fast völlig resorbiert. Nur im

Umkreis der Chalaza bleibt häufig ein unscheinbarer, farbloser, napf- oder linsenförmiger Gewebsrest ohne nachweisbare Zellstruktur erhalten. Im allgemeinen gibt der Nucellusrest Zellulose-Reaktion, er kann aber auch ganz oder schichtweise verholzen. Das ist einerseits bei Liriope und Rohdea der Fall, wo der Nucellusrest das Endosperm wie eine feine, verholzte Membran überzieht sowie andrerseits bei Agapanthus und - weniger ausgeprägt - Cyanella lutea, Danaë und Ruscus, bei denen der Nucellusrest nur im Chalazagebiet verholzt und sich an der Bildung des Verschlußgewebes beteiligt.

E. Das Endosperm.

Die Aufgabe des Endosperms ist bekanntlich die Speicherung von Reservestoffen, die bei der Keimung vom Embryo aufgezehrt werden. Bei den in diesem Merkmal konservativ gebliebenen Angiospermen sind das Aleuron und Lipoide; zu einer Anhäufung von Kohlenhydraten im Endosperm kommt es nur bei stärker spezialisierten Entwicklungslinien, wie zum Beispiel sehr vielen Monokotyledonen, sofern nicht der Embryo selbst die Speicherfunktion übernimmt, was bei den Helobiae der Fall ist. Im Gegensatz zu fast allen übrigen Monokotyledonen mit Ausnahme eines Teils der Palmen übernimmt bei vielen Liliifloren das Endosperm zu seiner ursprünglichen Aufgabe eine weitere, nämlich den mechanischen Schutz des Embryos. Die Voraussetzung dafür liefert Auflagerung von Reservezellulose auf die Wände der Endospermzellen. Von allen Progressionen im Bereich der Liliifloren-Samen ist die Übertragung dieser bei den älteren Angiospermen der Samenschale vorbehaltenen Funktion auf das Endosperm die bedeutendste.

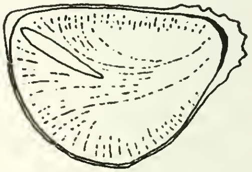
Mit der chemischen Zusammensetzung der sogenannten Reservezellulose haben sich in neuerer Zeit einzig ANDREWS, HOUGH und JONES (1953) beschäftigt. Bei den untersuchten Iris-Arten besteht die Wandverdickung aus Glucomannan und vielleicht einigen wenigen Galactose-Gliedern als Seitenketten. Die mit Hemizellulose beschichteten Zellwände erreichen häufig eine Mächtigkeit von 10 - 20 μ und nicht selten nähert sich die Wandstärke dem Durchmesser der Zellumina.

Die Ausbildung des Endosperms als ein den Embryo umschließender Panzer zieht im allgemeinen eine gesetzmäßige Streckung bestimmter Endospermzellen nach sich. Dabei lassen

sich zwei Streckungsräume und Streckungsrichtungen unterscheiden:

(1.) In den subperipheren Endospermschichten strecken sich die Zellen radial. Seltener greift die palisadenförmige Streckung auf die äußerste Zellschicht über und nur in einigen ganz abgeleiteten Gattungen, wie zum Beispiel bei W a c h e n d o r f i a, ist nur die periphere Zellage palisadenartig gestreckt. Die Radialstreckung dieser Schichten bedingt ein regelrechtes Tonnengewölbe, dem viele Liliifloren einerseits ihre steinharten Samen - "vegetabilisches Elfenbein" kommt nämlich nicht nur bei den Palmen, sondern auch bei vielen Liliifloren vor - und andrerseits ihr Festhalten an rundlichen Samenformen verdanken.

Abb. 6: Längsschnitt durch einen Samen von Dierama pendula mit Springbrunnen-förmig gestreckten Endospermzellen. 12 mal vergrößert.



(2.) Die in der Samenachse liegenden Zellen strecken sich längs. Diese Streckungstendenz ist, wenigstens bei den isodiametrischen Samen, nicht so ausgeprägt wie die erste.

Nur vereinzelt - am häufigsten bei den Ixieen F r e e s i a, L a p e y r o u s i a und S c h i z o s t y l i s - sind die zwei Streckungsräume durch Schichten isodiametrischer Zellen getrennt; in der Regel überschneiden sie sich, wodurch auf dem Längsschnitt das Bild eines auf der Chalaza stehenden Springbrunnens resultiert (Abb. 6). Besonders eindrucksvoll ist das bei S m i l a x zu sehen, aber auch bei sehr vielen anderen Gattungen mit rundlichen Samen.

Soweit die Genera mit flach scheibenförmigen Samen im Endosperm Reservezellulose speichern, besteht dieses aus isodiametrischen oder im Sinn der Abflachung des Samens linsenförmig zusammengedrückten Zellen. Beispiele dafür liefern D i o s c o r e a, D i p c a d i, F r i t i l l a r i a, L i l i u m, R a j a n i a und T u l i p a. Völlig aberrant und mit den Verhältnissen bei den

übrigen Liliifloren unvereinbar fand ich das Endosperm von Vellozia flavicans, Seite 500.

In verschiedenen abgeleiteten, aber auch in manchen weithin ursprünglich gebliebenen Formenkreisen speichert das Endosperm nur wenig Reservezellulose oder verliert die Fähigkeit dazu ganz. In diesem Fall unterbleibt die palisadenförmige Zellstreckung zumeist und das Endosperm setzt sich fast ganz aus isodiametrischen Zellen zusammen. Diese Neotenie geht im allgemeinen mit Progressionen im Bau der Samen einher, ist aber nicht zwangsläufig damit korreliert. Darauf weisen die bei Croomia (Seite 281) und den Parideen (Seite 286) gemachten Beobachtungen hin, denen zufolge die Rückbildung der Wandverdickung auch autonom erfolgen dürfte, das heißt, ohne eine nachweisbare Korrelation zwischen dem Endosperm und den Fruchtverhältnissen, der Samenform oder der Ausbildung der Samenschale. Aber das sind wohl Ausnahmen. In der Regel bedarf es (a) der Deformation der Samen, (b) der Ausbildung einer Phytomelankruste oder (c) der Rückbildung des Ä.I. auf zwei Zellschichten, um die Speicherung von Reservezellulose einzuschränken.

(a) Gehemmt oder unterdrückt wird die Bildung der Reservezellulose sowohl in Gattungen mit flach scheibenförmigen wie auch mit langgezogenen Samen. Von den zahlreichen Beispielen, die sich hier anführen lassen, seien nur Doryanthes, Furcraea, Hosta, Sprekelia, Stenomeris und Urginea mit abgeflachten, sowie Melanthium (Abb. 29), Micranthus, Patersonia occidentalis, Veratrum, Xerophyllum und Zygadenus mit länglichen Samen namentlich erwähnt.

(b) Zu den Gattungen, die zwar eine ursprüngliche Samenform beibehalten, jedoch im Zusammenhang mit einer mächtig entwickelten Phytomelankruste die Bildung von Reservezellulose aufgegeben haben, gehören neben anderen Astelia, Cordyline, Dianella, Geitonoplesium, Hemerocallis, Hypoxis und Simethis.

(c) Die dritte Gruppe von Beispielen für wenig oder keine Reservezellulose speichernde Samen stellen die Conostylideen, Haemodoreen, Taccaceen (Abb. 31) und die Velloziaceen-Gattung Xerophyta, deren Ä.I. nur aus zwei Zellschichten besteht.

Nicht selten überschneiden sich die genannten Neuerungen, die der Speicherung von Reservezellulose häufig im Weg stehen, wie die Deformation der Samen und die Ausbildung einer kräftigen Phytomelankruste, was bei Chlorophytum und Xanthorrhoea, oder die Deformation der Samen und ein zweischichtiges Ä.I., was bei Haemodorum, Helonias, Lachnanthes, Narthecium und Reya der Fall ist.

Keine Reservezellulose enthalten die wässerigen, nicht für eine Trockenruhe eingerichteten Samen vieler Amaryllidaceen.

Die Wände der Reservezellulose speichernden Endospermzellen sind nur selten gleichmäßig verdickt, sondern im allgemeinen regelmäßig getüpfelt. Häufig sind die Tüpfel gegen die Mittellamelle hin ein wenig trichterförmig erweitert und somit schwach behöft. Die Schließhäute werden von zahlreichen Plasmodesmen durchzogen, die schon GARDINER (1888) bei Asparagus, Bomarea, Colchicum, Iris, Ornithogalum und Ruscus nachgewiesen hat; die verdickten Wandpartien sind bei den Liliifloren frei von Plasmafäden.

Einige Liliifloren weichen von dem beschriebenen Verhalten durch ihre zwar dickwandigen, aber ungetüpfelten Endospermzellen ab. Das ist seit GARDINER (1888) von Dioscorea und Tamus bekannt, aber darüber hinaus auch bei Rajania, Stemona, Trichopus, Tricyrtis sowie - die innersten Endospermschichten teilweise ausgenommen - Acanthocarpus (Seite 368) und die meisten Ixieen (Seite 440) der Fall. Bei ihnen verteilen sich die Plasmodesmen über die ganze Wand.

Manches deutet darauf hin, daß es sich bei den ungetüpfelten Endospermzellen, deren mächtig verdickte Wände von diffus angeordneten Plasmafäden durchzogen werden, im allgemeinen um ein altertümliches Merkmal handelt. Vereinzelt haben allerdings auch abgeleitete Formenkreise die Tüpfelung des Endosperms wieder aufgegeben und sind, im Zusammenhang mit einer reduzierten Wandverdickung, zum ursprünglichen, ungetüpfelten Endosperm zurückgekehrt. Dieser Atavismus ist namentlich bei den Ixieen stark ausgeprägt. In dieser Tribus sind die Wände der Endospermzellen im allgemeinen noch merklich verdickt, aber im Gegensatz zu jenen der primitiveren Iridaceen ungetüpfelt.

Für die Ursprünglichkeit eines ausgiebig Reservezellulose speichernden und dennoch ungetüpfelten Endosperms spricht das

Verhalten der peripheren Endospermschicht, die sich, wenn es im übrigen Endosperm zu Neuerungen kommt, gewöhnlich betont konservativ gibt. Die phylogenetische "Rückständigkeit" dieser Zellschicht äußert sich folgendermaßen:

(1.) Sie nimmt an der palisadenförmigen Streckung der subperipheren Endospermzellen nicht oder nur zögernd teil.

(2.) Auch in Formenkreisen mit durchwegs getüpfeltem Endosperm bleiben die antiklinen Wände der peripheren Schicht häufig von Tüpfeln frei.

(3.) In einigen Gattungen, die vom Reservezellulose-Endosperm zum Stärke-Endosperm fortgeschritten sind und deren Endospermzellen im großen Ganzen nur noch dünne Wände haben, hält die periphere Zellschicht an der Speicherung von Reservezellulose fest (Abb. 32). Diese Eigenart ist vor allem bei den Haemodoreen ausgeprägt.

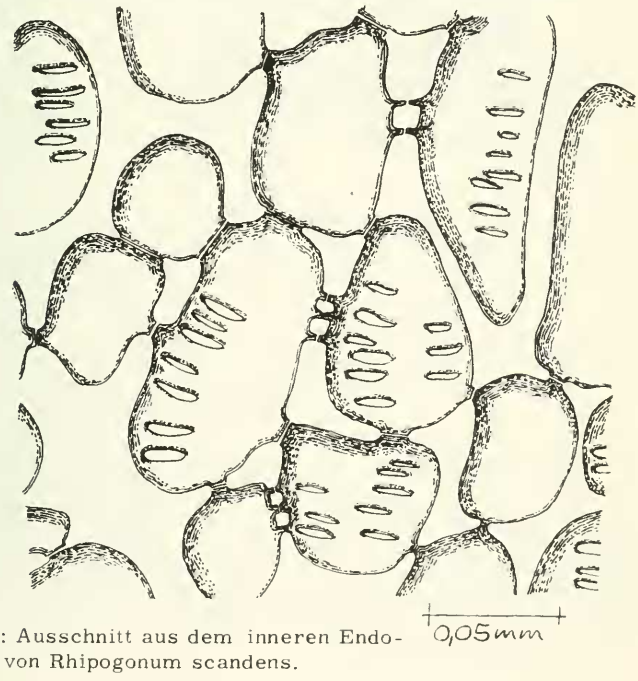


Abb. 7: Ausschnitt aus dem inneren Endosperm von Rhipogonum scandens.

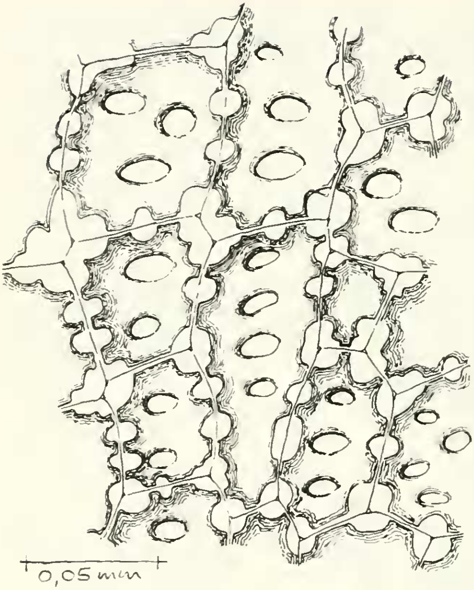


Abb. 8: Ausschnitt aus dem inneren Endosperm von Epipetrum humile.

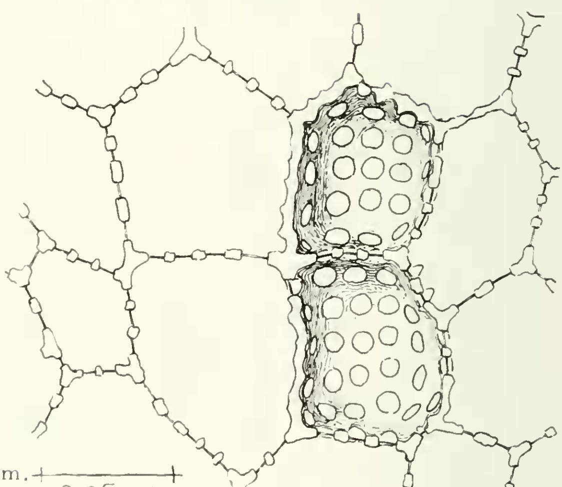


Abb. 9: Ausschnitt aus dem Endosperm von Dipcadi serotinum.

(4.) Ist ein regelrechtes Stärkeendosperm (Seite 258) vorhanden, dann beharrt die äußere Endospermschicht auf der Speicherung von Aleuron und Lipoiden, wie bei den ursprünglichen Angiospermen das ganze Endosperm.

Die Evolution der Endospermtüpfel erinnert übrigens an die Verhältnisse bei den Tracheiden der Gymnospermen. Als primitiv haben in beiden Fällen die leiterförmigen Tüpfel zu gelten; solche gibt es auf den Radialwänden der antiklin gestreckten Endospermzellen von Epipetrum (Abb. 8) und Rhipogonum (Abb. 7). Mit zunehmender Entwicklungshöhe runden sich die Tüpfel ab und stehen, sofern die Zellen palisadenförmig gestreckt sind, auf den Radialwänden häufig in 1 - 3 deutlichen oder versetzten, antiklinen Zeilen, in manchen Gattungen aber auch regellos zerstreut. Der Durchmesser dieser rundlich elliptischen bis kreisrunden Tüpfel beträgt in den Gattungen mit mäßig bis sehr dickwandigen Endospermzellen 2 - 16 μ (Abb. 9). Die Abstände zwischen den Tüpfeln übertreffen in diesem Fall gemeinhin den Tüpfel-Durchmesser.

Mit der in vielen Gruppen abnehmenden Bedeutung der Reservezellulose als Speicherstoff ändert sich gewöhnlich auch die Art der Tüpfelung. Bezeichnend ist einerseits die Verkleinerung und andrerseits die elliptische oder schlitzförmige Verzerrung der ursprünglich rundlichen Tüpfel.

Ungewöhnlich kleine Tüpfel mit einem Durchmesser von weniger als 1 μ kommen fast nur in Gattungen mit schwach oder mäßig dickwandigen Endospermzellen mit selten über 6 μ mächtigen Wänden vor. Gewöhnlich sind diese sehr feinen Tüpfel mit mittelgroßen, bis 4 μ breiten, vergesellschaftet. Das ist beispielsweise in den Gattungen Agave, Anemarrhena, Anthericum, Echeandia, Narcissus und Zephyranthes der Fall. Zu den Ausnahmen gehören einige Aloe-Arten mit durchwegs sehr kleinen Tüpfeln.

Stark periklin gestreckte, elliptische bis schlitzförmige Tüpfel, die sich nicht selten über die ganze Wandbreite ausdehnen und die ohnehin bescheidene Wandverdickung auf ein Gitter aus sich kreuzenden, flach schraubig ansteigenden Leisten zurückdrängen, finden sich unter anderen bei Aloe arborescens, Asphodelus, Hemerocallis, Hosta und - andeutungsweise - auch bei Veratrum sowie Zygadenus.

Als Beispiele für die Überlagerung der alternativen Tendenzen, die Tüpfelgröße zu vermindern und die Tüpfel periklin auszuweiten, lassen sich Kniphofia uvaria und Verinea anführen (Seite 345).

In einigen Entwicklungslinien der Liliifloren tritt die Stärke an die Stelle der Reservezellulose, deren Bedeutung als Speicherstoff mit zunehmender Evolutionshöhe zurücktritt. Bescheidene Ansätze von Stärkebildung im Endosperm gibt es sporadisch bei allen möglichen Liliifloren. Nicht selten führen nur die innersten, dem Embryo anliegenden Endospermzellen ein wenig Stärke, wie ich das bei Eucomis, Ixiolirion, Sprekelia, Stemona japonica, Trichopus, Triteleia und Zygadenus elegans beobachtet habe. Bis auf Trichopus sind in diesen Gattungen die stärkehaltigen Zellen ziemlich dünnwandig und mehr oder weniger zerdrückt. Etwas ergiebiger sind die Stärkevorkommen im Endosperm von Aloe variegata (Seite 346), Stemona tuberosa (Seite 281), Streptopus amplexifolius (Seite 311) und den meisten Veratreen (Seite 468), doch bleiben auch hier noch ausgedehnte Teile des Endosperms stärkefrei und zwischen den Stärke führenden Zellen sind häufig stärkefreie eingesprengt.

Ein regelrechtes, wenngleich primitives Stärkeendosperm findet sich bei Aletris, Croomia, Paris, Scilla bifolia und einigen Trillium-Arten. Abgesehen von der peripheren Zellschicht oder den 2 - 3 peripheren Schichten führen hier fast alle Endospermzellen Stärke oder - bei Aletris - stärkeähnliche Körner. Trotzdem steckt die Differenzierung des Endosperms in eine Aleuronschicht und ein Stärkegewebe erst in ihren Anfängen; das offenbart sich (a) im gleichmäßig hohen Lipoidgehalt des ganzen Endosperms, auch der stärkehaltigen Zellen, (b) im allmählichen Übergang von der stärkefreien Peripherie zu den stärkereichen Innenschichten und (c) in den verhältnismäßig kleinen Stärkekörnern.

Viel weiter ist das Endosperm der Conostylideen, Haemodoreen, Philydraceen, Pontederiaceen und das von Xerophyta squarrosa in seiner Stärkespeicherung fortgeschritten. Bei ihnen kommt es einerseits zu einer übergangslosen Differenzierung des Endosperms in eine stärkefreie, reichlich Lipoide enthaltende und nur eine Zelle dicke Aleuronschicht sowie ein fast lipoidfreies Stärkeendosperm und andrerseits zu einer beträchtlichen Vergrößerung der Stärkekörner. Allerdings behält auch bei

diesen das Endosperm eine mehr oder weniger fleischige Konsistenz bei; niemals wird es bei den Liliifloren spröde und kreideartig wie bei Flagellaria oder den Gräsern.

Die Plastizität der Stärkekörner wächst in dem Maß, wie die Körner größer werden und sich die Stärkespeicherung im Endosperm vervollkommnet. Weist das Endosperm nur Spuren oder sehr geringe Mengen von Stärke auf, wie bei Aloe variegata, Eucomis, Ixiolirion, Sprekelia, Stemona japonica, Streptopus amplexifolius, Trichopus, Triteleia und den Veratreen, dann sind die Stärkekörner im allgemeinen annähernd kugelig und ihr Durchmesser liegt meist zwischen 1 und 3 μ. Bei Croomia, Paris und Scilla bifolia, aber auch Stemona tuberosa finden sich neben derartig kleinen und zumeist isodiametrischen Stärkekörnern auch rundlich ellipsoidische, ei- oder halbeiförmige, von denen die größten eine Länge von 6 - 8 μ erreichen. Auch die Conostylideen und Haemodoreen sowie Philydrum und Pontederia führen in ihrem hochentwickelten Stärkeendosperm noch mehr oder weniger zahlreich kleine [1], isodiametrische Stärkekörner, doch der größere Teil der Stärke liegt in 10 bis unter Umständen über 20 μ langen, halbelliptischen, halbeiförmigen oder bohnenförmigen Körnern vor. Eine Ausnahme macht allerdings Xerophyta squarrosa, bei der die isodiametrischen Stärkekörner vorherrschen.

Den seltenen Fall eines reichlich Reservezellulose und Stärke führenden Endosperms verkörpern Rhipogonum (Seite 293) und Scilla bifolia (Seite 387). Bemerkenswert ist vor allem die erstgenannte Gattung, denn ihr Endosperm führt nur wenig Lipoide, jedoch verhältnismäßig ansehnliche Stärkekörner.

Die einzige Liliiflore, deren Embryo das Endosperm vorzeitig aufzehrt und bei der die reifen Samen kein Endosperm enthalten, ist Cyanastrum.

---

[1] Der Durchmesser der isodiametrischen Stärkekörner beträgt bei diesen in der Regel 3 - 8 (- 10) μ.

F. Der Embryo.

In den Frühstadien der Embryoentwicklung zeigen die Liliifloren eine bemerkenswerte Vielfalt, obwohl unter diesem Gesichtspunkt erst an die 30 Gattungen untersucht sind. Mit Rücksicht auf die große systematische Bedeutung, die dieser Merkmalskomplex in Zukunft haben dürfte, sollen die wesentlichen Unterschiede kurz referiert werden, auch wenn es sich dabei nicht um Samenmerkmale handelt und die meisten Befunde schon von JOHANSEN (1950) zusammengetragen wurden.

(1.) Im allgemeinen teilt sich die Zygote bei den Liliifloren wie den allermeisten anderen Angiospermen durch eine Querwand in eine basale und eine apikale Zelle. Eine Ausnahme macht allerdings Dioscorea villosa, die einzige Dioscoreacee (im weitesten Sinn), über deren Embryobildung Beobachtungen vorliegen. Nach SMITH (1916) liegt die Ebene der ersten Zellteilung schräg oder manchmal fast vertikal, Wenn dieses Merkmal bei den Dioscoreaceen häufiger auftreten sollte, dann vermehrt es die Übereinstimmungen zwischen diesen und den Polycarpicae (Seite 506), denn auch bei den letztgenannten (Nymphaea, Peumus, Sassafras) teilt sich die Zygote gelegentlich schräg oder fast längs.

(2.) Bei den meisten Liliifloren teilt sich die apikale Zelle des zweizelligen Proembryos senkrecht und die basale parallel zur Ebene der ersten Teilung. Das ist nach JOHANSEN (1950) und anderen der Fall bei Allium, Anthericum, Asparagus, Cyrtanthus, Fritillaria, Gasteria, Habranthus, Hippeastrum, Lilium, Loicojum, Muscari, Philydrum, Pontederia und Tulipa. Abweichend verhalten sich:

(a) Cooperia und Heloniopsis. In beiden Genera teilt sich die apikale Zelle längs und die basale quer, aber im Gegensatz zu den oben genannten Beispielen kann die basale Zelle auch auf jede weitere Teilung verzichten. Bei Gattungen mit einer sich längs teilenden Apikalzelle ist das ganz ungewöhnlich.

(b) Erythronium und Trillium. Bei dem ersten teilen sich die apikale und die basale Zelle ungefähr längs zur Embryoachse; auch bei dem anderen teilen sich die apikale und die basale Zelle in der gleichen Richtung und zwar längs (wie bei Erythronium) oder quer.

(c) Die Querteilung sowohl der apikalen als auch der basalen Zelle, aus der sich eine einzellreihige Tetrade ergibt, scheint bei Calochortus, Lanaria, Verinea, Yucca und wohl auch Gagea regelmäßig einzutreten. Auch bei Crocus teilt sich die apikale Zelle zunächst transversal, während die basale lange ungeteilt bleibt und erst später zu ziemlich unregelmäßigen Teilungen übergeht.

(3.) Unterschiede zeigen sich ferner in der Beteiligung der basalen Tochterzelle der Zygote am Aufbau des späteren Embryos. Bei den meisten Liliifloren liefert sie höchstens die Wurzel und den Suspensor; diese folgen dem von SCHNARF (1928) so genannten Caryophyllaceen- oder in der Hauptsache dem Cruciferen-Typus.

Davon divergieren einerseits Anthericum, Muscari und wahrscheinlich auch Hypoxis, die dem Astereen-Typus folgen und andrerseits Calochortus, der dem Chenopodiaceen-Typus angehören dürfte. Bei diesen zwei Typen gehen auch der Stammscheitel und das Hypokotyl auf die basale Zelle zurück.

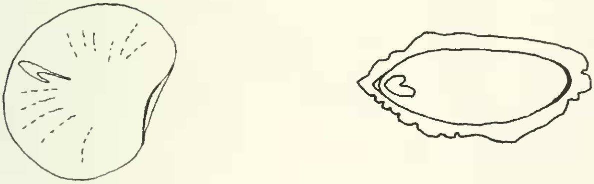


Abb. 10: Längsschnitte durch die Samen von Epipetrum humile (links) und Schizocapsa plantaginea (rechts). 12 mal vergrößert.

Die Embryobildung der Liliifloren wird demnach nicht anders als die der meisten anderen Angiospermen von den drei Tendenzen beherrscht, die ich früher einmal (1963) als die drei Regeln der angiospermen Embryobildung definiert habe. Die eine Progression zielt durch Unterdrückung der vertikalen Zellteilungen auf einen einzellreihigen Proembryo ab, die andere auf eine möglichst weitgehende Einbeziehung der basalen Tochterzelle der Zygote in den eigentlichen Embryo und die dritte auf die Vorverlegung der antagonistischen Differenzierung des Proembryos in

einen (allerdings meist klein bleibenden) Suspensor und die Embryoinitiale bis ins Zweizellstadium.

Die reifen Samen enthalten in der Regel einen winzigen oder häufiger wohl entwickelten Embryo, der allseitig in das Endosperm eingebettet ist. In der Gestalt der Embryonen bestehen bei den Liliifloren große Unterschiede.

An erster Stelle sind hier die Dioscoreaceen nebst Stenomeris und Trichopus sowie die Taccaceen zu nennen, deren pantoffel- oder schief eiförmige Embryonen durch den fast terminalen Stammscheitel und das seitliche Keimblatt von jenen aller übrigen Liliifloren und der meisten Monokotyledonen abweichen (Abb. 10). Wie auf Seite 271 ausgeführt wird, vermittelt dieser Bauplan zwischen dem ursprünglichen, zweikeimblättrigen Embryo mit terminalem Stammscheitel und dem abgeleiteten, einkeimblätterigen mit terminalem Keimblatt. Die Embryonen der Dioscoreaceen und Taccaceen sind zwar gut gegliedert, aber, ähnlich jenen vieler altertümlicher Dikotyledonen, im Verhältnis zum Endosperm winzig klein.

Bei allen anderen Liliifloren folgen die Embryonen dem neuen Bauplan. Meist sind sie walzlich und zum Teil erreichen sie, durch Streckung des Keimblattes, eine beträchtliche Länge. Im allgemeinen führt das Keimblatt zwei parallele Leitbündel, seltener drei oder nur eines. Ausnahmen machen die keilförmigen oder rundlichen Keimblätter der Dioscoreaceen und ihrer Verwandten sowie von Doryanthes, bei denen sich die Leitbündel in den Keimblättern fächerförmig gabeln. Der Stammscheitel ist seitlich in einer Tasche verborgen und von außen oft nicht zu erkennen. Ausnahmsweise erscheint das erste Laubblatt vorzeitig; regelmäßig habe ich das bei Haylockia pusilla gefunden, die dadurch einen zweikeimblätterigen Embryo vortäuscht. Es besteht der Verdacht, daß ein Teil der in die Literatur eingegangenen, angeblich dikotyledonen Liliifloren-Embryonen auf ähnliche Weise entstanden ist.

Die einzige Liliifloren-Gattung, deren Embryo nicht in das Endosperm eingebettet ist, scheint Cyanastrum (Seite 414) zu sein. Nicht bestätigt haben sich die Literaturangaben, nach denen der Embryo von Eriospermum (Seite 415) mit seiner Radicula aus dem Endosperm heraustreten solle (Abb. 11).

In den streng anatropen Samen liegt der Embryo gewöhnlich in der Achse des mit einem Rotationsellipsoid vergleichbaren En-

dosperms. Krümmt sich die Samen- und damit auch die Endospermachse, dann beschreibt meistens auch der Embryo eine Kurve, wenigstens wenn er einigermaßen gut entwickelt ist. Zu den seltenen Ausnahmen von dieser Regel gehören Agapanthus und Tulbaghia (Seite 379). Bei einigen Sippen mit stark kampylotropen Samen übertrifft die Biegung des Embryos die der Samenachse und der Embryo, beziehungsweise das Keimblatt, rollt sich schraubig ein. Das ist von vielen Allium-Arten schon lange bekannt, aber es kommt darüber hinaus auch bei Arthropodium, Dichopogon, Eustrephus und Muilla vor.

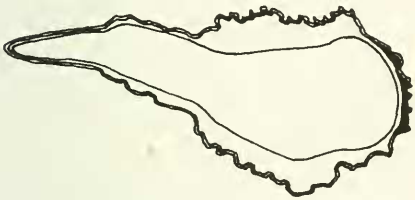


Abb. 11: Längsschnitt durch einen Samen von Eriospermum spec. (Die Haare sind nicht eingezeichnet). 12 mal vergrößert.

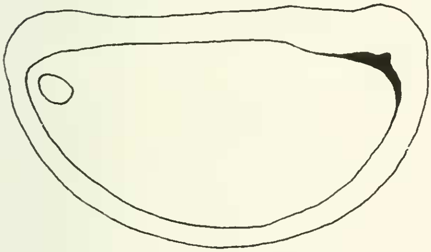


Abb. 12: Längsschnitt durch einen Samen von Clintonia borealis. 12 mal vergrößert.

Weitere Abwandlungen der Liliifloren-Embryonen sind:

Die bei stark zusammengedrückten Samen häufige Abflachung. Meist erfaßt sie den Embryo in seiner ganzen Länge gleichmäßig, wie das bei Furcraea, Tulipa und vielen anderen Gattungen mit linealischen, im Querschnitt elliptischen Embryonen der Fall ist. Durch einen scheibenförmigen Embryo ist Hosta (Seite 357) ausgezeichnet. Seltener ergreift die Abflachung nur oder fast nur das Keimblatt, dieses aber umso stärker. Dafür gibt

Doryanthes mit einem fächerförmigen Keimblatt ein anschauliches Beispiel, während die ganz ähnlichen Kotyledonen der Dioscoreaceen ursprünglich und nicht infolge einer Deformation flächig ausgebildet sind.

Erwähnung verdienen ferner die Reservestoffe speichernden Embryonen von *Eriospermum*, bei dem das Keimblatt meist keulig angeschwollen (Abb. 11) und von *Cyanastrum*, dessen Embryo in eine leicht abgeflachte Kugel umgewandelt ist.

Die weitaus häufigste Abwandlung ist der Zwergembryo. Das ist ein *ungegliederter*, kugeliger, eiförmiger oder ellipsoidischer Embryo, der nur einen Bruchteil von der Länge des Endosperms einnimmt. Solche Embryonen sind unter den Conostylideen (Abb. 33), Haemodoreen, Parideen (Abb. 3) und wohl auch Velloziaceen (Abb. 34) allgemein verbreitet, sie finden sich aber außerdem vereinzelt in allen möglichen anderen Formenkreisen, vorzugsweise, aber keineswegs nur bei Laubwälder bewohnenden Frühlingsgeophyten, wie zum Beispiel *Allium ursinum* (Abb. 22), *Clintonia* (Abb. 12), *Erythronium* (Abb. 3), *Gagea* Untergattung *Gagea*, *Galanthus*, *Leucojum vernum* und *Scilla bifolia* (Hierzu vergleiche man auch GOEBEL 1889).

In groben Zügen ist das Längenverhältnis von Embryo und Endosperm nicht nur für die einzelnen Gattungen, sondern darüber hinaus für viele höhere Kategorien spezifisch. Das beweisen unter anderen die Asphodelaceen (Seite 348) und die Iridaceen. Bei den erstgenannten fand ich in allen untersuchten Gattungen und Arten den Embryo vier Fünftel bis ebenso lang wie das Endosperm, bei der anderen Familie war in 22 von 40 untersuchten Gattungen der Embryo zwei bis drei Fünftel so lang wie dieses. Beim Vergleich der Längenverhältnisse nach ihrer Häufigkeit ergeben sich folgende Werte [1]:

	I	II	III	IV	V	VI
Längenverhältnis von Embryo zu Endosperm	>1/5	1/5-2/5	2/3-3/5	3/5-4/5	4/5-1	<1
Zahl der Gattungen	56	25	72	38	65	5

1) Nicht mitgezählt habe ich die weichsamigen Amaryllidaceen, die wahrscheinlich alle auf die erste Spalte entfallen.

Die Tabelle zeigt drei durch mehr oder weniger tiefe Einschnitte getrennte Gipfel.

In der ersten Spalte verstecken sich unter einer ungleich größeren Zahl von Gattungen mit nicht gegliederten Embryonen, die sich aus den verschiedensten Formenkreisen rekrutiert, die Dioscoreaceen nebst ihren Verwandten mit zwar kleinen, aber wohldifferenzierten Embryonen. Allerdings beeinträchtigen diese paar Genera das Bild nicht nennenswert. Bei Berücksichtigung der weichsamigen Amaryllidaceen dürfte sich dieser Gipfel noch kräftig erhöhen.

Auch der Mittelgipfel geht auf das Konto mehrerer miteinander nicht verwandter Formenkreise. Die stärksten Kontingente stellen die Iridaceen (22 Gattungen), die beerenfrüchtigen Gattungen um Astelia, Dracaena, Ophiopogon, Polygonatum und Ruscus (12 Gattungen), die "Allioideen" und Colchicaceen (beide je 5 Gattungen).

Viel einheitlicher sind die Gattungen der 5. Spalte. Von wenigen Ausnahmen, wie zum Beispiel Philydrum und Pontederia abgesehen, gehören sie fast alle in jenen Formenkreis, der im zweiten Hauptteil als asparagoide Liliifloren bezeichnet und auf Seite 510 - 513 genauer definiert wird. Eines seiner wichtigsten Kennzeichen ist die schwarzkrustige Samenschale. Deren Häufigkeit liegt in den ersten drei Spalten zwischen 10 und 21 %; mit Spalte IV steigt sie sprunghaft an und in der sechsten Spalte sind nur noch schwarzsamige Genera vertreten.

Bis auf die schon erwähnten Gattungen Cyanastrum und Eriospermum speichern die Liliifloren in ihrem Embryo höchstens geringe Mengen von Reservestoffen. Soweit dies der Fall ist, führen die Embryonen Aleuron und Lipoide. Stärke fand ich nur spurenweise in den Embryonen von nicht einmal einem Dutzend Gattungen, manchmal nur in der Radicula (Luzuriaga radicans, Rhipogonum scandens) oder nur im Keimblatt (Lapageria, Pancratium maritimum, Triteleia hyacinthina). Die Embryonen von anderen Arten dieser Gattungen stellten sich als stärkefrei heraus, soweit ich davon Samen zur Verfügung hatte. Wahrscheinlich ist das Vorkommen von Stärke in den Liliifloren-Embryonen zum Teil überhaupt eine nekrotische Erscheinung.

ZWEITER HAUPTTEIL

SIPPENGLIEDERUNG UND VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSE

Die Samenmerkmale der Liliifloren sind im ganzen ungeheuer vielgestaltig, dabei aber in den einzelnen Genera oder Triben sehr konstant. In vielen Fällen eignen sie sich vorzüglich zur Kennzeichnung von Gattungen. Ihre größere Bedeutung liegt indessen nicht in der Bereicherung des Merkmalsbestandes der einzelnen Formenkreise, als vielmehr darin, daß sie erlauben, verwandtschaftlichen Zusammenhängen weit über den Rahmen der Gattung hinaus nachzuspüren und die wegen der verbreiteten, konvergenten Reduktion der vegetativen Organe und des erstarrten Blütenbaus mit den herkömmlichen Methoden nicht mehr sicher faßbaren Entwicklungslinien anschaulich vorzuführen.

Der folgende Teil dieser Abhandlung bringt eine knappe, samenanatomische Beschreibung der wesentlichen Liliifloren-Gruppen, soweit ich davon Samen untersucht habe, und erörtert im Anschluß daran die Merkmalskorrelation zwischen den Samen und den anderen Organbereichen. Das führt zwangsläufig zu einer in mancher Hinsicht von den überlieferten Vorstellungen abweichenden Gliederung der Liliifloren.

A. Die dioscoreoiden Liliifloren.

I. Die Dioscoreaceen nebst Stenomeris und Trichopus.

Die Dioscoreaceen sind für die wenigen Gattungen, die sie enthalten, im Hinblick auf ihre Samen eine recht vielgestaltige Familie; trotzdem besteht an einer mäßig nahen Verwandtschaft der hierher gerechneten Sippen kein Zweifel. Aus folgenden Gattungen standen mir Samen zur Verfügung: Dioscorea, Epipetrum [1], Rajania, Stenomeris, Tamus und Trichopus.

---

[1] BURKILL (1960) erniedrigt Epipetrum zu einer Sektion von Dioscorea, aber die Samenmerkmale lassen es als selbständiges Genus erscheinen.

S a m e n m e r k m a l e . Epipetrum und Tamus besitzen kugelige oder rundlich ellipsoidische Samen ohne Furchen oder Rippen (Abb. 10). Ihr Durchmesser oder ihre Länge beträgt 2 - 3 mm. Die anatrope Gestalt der Samenanlage wird wie von allen Dioscoreaceen beibehalten.

Diese einfachste und wohl auch ursprünglichste Form der Dioscoreaceen-Samen erfährt meistens eine Abwandlung und zwar gibt es dafür drei Möglichkeiten:

(a) Die Samen sind halb eiförmig, tief und unregelmäßig gefurcht und zerklüftet, aber kaum oder nur wenig größer als die von Epipetrum und Tamus. Hierher gehört Trichopus.

(b) Die Samen sind flach scheibenförmig zusammengedrückt, geflügelt oder flügellos, der Samenkörper, d.h. der Endospermkörper mit dem I.I. ist etwa so lang wie breit und sein Durchmesser (ohne die Flügel) übertrifft den der rundlichen Samen. Hier sind Dioscorea mit meist geflügelten und Rajania mit ungeflügelten Samen zu nennen.

(c) Auch Stenomeris besitzt stark abgeflachte und geflügelte Samen, doch ist hier der Samenkörper linealisch und viel länger als bei den rundlichen Samen.

Das Ä.I. besteht aus einigen, meist nicht sehr zahlreichen Zellschichten, von denen die innere als Kristallschicht ausgebildet ist (Abb. 13). In ihr führt jede Zelle einen großen Calciumoxalat-Kristall. Diese Kristall-führende Innenepidermis des Ä.I. fand ich bei allen untersuchten Dioscoreaceen bis auf eine Dioscorea-Art (D. balcanica) und Stenomeris. Bei Dioscorea und Stenomeris sind alle Zellen des Ä.I. von Phlobaphen-haltigen, rot- oder gelbbraunen Massen oder Wandbelägen ausgefüllt. Dies halte ich für das ursprünglichere Verhalten. Bei manchen Gattungen zeichnet sich dagegen die Neigung zu einer stärkeren Differenzierung des Ä.I. ab, sei es, daß sich die Imprägnierung der Zellen durch Phlobaphene auf die äußere und innere Epidermis beschränkt, während das dazwischen eingeschlossene Gewebe farblos bleibt, wie das bei Epipetrum humile der Fall ist, oder daß allein die innere Epidermis, also die Kristallschicht, die Fähigkeit zur Erzeugung rotbrauner Phlobaphene beibehält und das ganze übrige Ä.I. samt seiner Außenepidermis farblos bleibt; die Beispiele dafür sind Rajania,

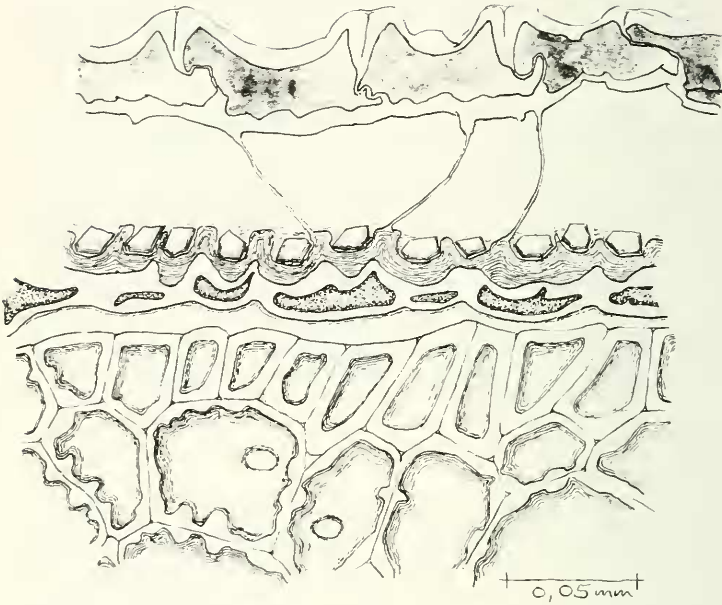


Abb. 13: Samenschale und äußeres Endosperm von Epipetrum humile. Man beachte vor allem die als Kristallschicht ausgebildete Innenepidermis des I.I.

Tamus und Trichopus. Ein durch Phlobaphene kräftig imprägniertes Ä.I. gibt es nur bei den kapselfrüchtigen Genera; bei Beeren wie auch trockenen Schließfrüchten treten die Farbstoffe im Ä.I. bis auf die Kristallschicht zurück. Nicht ganz sicher läßt sich die Frage beantworten, ob es in dieser Familie zu einer Verarmung des Ä.I. auf zwei Zellschichten kommt. Bei einer Dioscorea-Art glaube ich diesen Fall gefunden zu haben, freilich nur am reifen Samen und deshalb nicht ganz sicher.

Nur selten besteht die äußere Epidermis aus in der Aufsicht isodiametrischen, mehr oder weniger hexagonalen Zellen (Epipetrum humile, angenähert auch bei Tamus, doch

sind hier die Zellen leicht längs gestreckt). Häufig sind die äußeren Epidermiszellen unregelmäßig längs und quer gedehnt, oft mit zahlreichen isodiametrischen dazwischen (Dioscorea asterostigma, Trichopus) oder sie sind bei den scheibenförmigen Samen, zumal auf den Flügeln, radial gestreckt.

Die meisten Dioscoreaceen besitzen ein zweischichtiges I.I., wie die übrigen Liliifloren auch. Abweichend verhält sich Tamus, dessen I.I. aus drei Schichten besteht und - nach SUESSENGUTH (1920) - auch Dioscorea sinuata, deren I.I. vierschichtig wird.

Im allgemeinen ist das I.I. stark differenziert und somit abgeleitet, nur Stenomeris verhält sich in Bezug auf dieses Gewebe ursprünglich. Es besteht bei ihr aus zwei gleichartigen Zellschichten, die ihre Zellstruktur beibehalten und beide von Phlobaphen-führenden, rotbraunen oder gelben Plasmaresten ausgefüllt sind.

Dagegen sind bei den zweihäusigen Gattungen die Außen- und Innenschicht (oder Innenschichten) des I.I. höchst unterschiedlich entwickelt. Dabei können die Schichten ihre zelluläre Gliederung aufrecht erhalten (Dioscorea, Tamus) oder es kollabiert die äußere und verliert ihre Zellstruktur, während die Innenschicht intakt bleibt (Epipetrum, Rajania). Am weitesten fortgeschritten ist die Degeneration des I.I. bei Trichopus; hier kollabieren beide Schichten.

Das Endosperm der Dioscoreaceen speichert reichlich Aleuron, fettes Öl und Reservezellulose in Form verdickter Zellwände. Davon macht nur Stenomeris mit äußerst dünnwandigen Endospermzellen eine Ausnahme. Stärke fehlt in reifen Samen vollkommen, nur bei Trichopus fand ich in dem den Embryo umgebenden Endosperm Stärkespuren. Bis auf die flachsamigen Arten sind die Endospermzellen, namentlich gegen die Peripherie des Samens hin, stark radial gestreckt, nur bei der äußersten Zellschicht ist die Streckung schwächer ausgeprägt oder fehlt ganz. Bei Epipetrum (angedeutet auch bei manchen Dioscorea-Arten) tragen die antiklinen Wände der Endospermzellen große, meist querelliptische, in einer radialen Reihe übereinander stehende Tüpfel (Abb. 8). Sonst fehlen im Endosperm dieser Familie deutlich begrenzte Tüpfel, auch bei den durch eine besonders mächtige Wandverdickung ausgezeichneten Gattungen Tamus und Trichopus. Nur bleiben hier die antiklinen Wände von der Reservezellulose-Auflagerung weitgehend ausgespart.

Allen Dioscoreaceen gemeinsam ist ein im Verhältnis zum Endosperm sehr kleiner, gut gegliederter Embryo mit fast terminalem Stammscheitel und einem breiten, flachen oder mit den Rändern zusammenneigendem Keimblatt (Abb. 10).

Abweichende Gattungen. Die Samen der zweihäusigen Genera stimmen in den wesentlichen Stücken gut miteinander überein. Sie sind ausgezeichnet durch die Kristalle führende Innenepidermis des Ä.I., das differenzierte I.I. und die selbst bei abgeflachten Samen noch dickwandigen Endospermzellen. Darüber hinaus ist die verbreitete Tendenz zur Applanation und Flügelbildung der Samen bemerkenswert, die diese zur Windverbreitung geeignet machen; vereinzelt hat sich auch die rundliche Ausgangsform erhalten.

Dagegen besitzen die zwitterblütigen Gattungen kaum ein gemeinsames Samenmerkmal, das sie von den zweihäusigen unterschiede. Höchstens das gleichschichtige, allerdings bei Trichopus stark zerdrückte I.I. ließe sich hier nennen. Im übrigen weichen die beiden untersuchten zwitterblütigen Gattungen in wesentlichen Punkten voneinander und zum Teil auch von den zweihäusigen Dioscoreaceen ab. Das gilt vornehmlich für Stenomeris. Zu den schon erwähnten Besonderheiten dieser Gattung, wie dem langgestreckten, abgeflachten Samenkörper, den fehlenden Kristallen, dem aus zwei gleichartigen Zellschichten bestehenden I.I. und den dünnwandigen Endospermzellen gesellen sich die in der Aufsicht quadratischen bis rautenförmigen, den Samenkörper bedeckenden äußeren Epidermiszellen und die ungemein mächtige Zwischen- und Innencuticula, deren Dicke die des I.I. bei weitem übertrifft. Ähnlich hypertrophe Cuticulae fand ich unter den Liliifloren nur noch bei Rhipogonum und, nicht so ausgeprägt, bei Lapageria.

Ganz anders verhält sich Trichopus. In den histologischen Merkmalen unterscheiden sich seine Samen nicht allzu stark von jenen der zweihäusigen Dioscoreaceen, zumal der Gattung Tamus, nur ist das I.I. degeneriert und dafür die Innencuticula etwas kräftiger ausgebildet, als es bei jenen üblich ist. Dagegen gehören ihrer äußeren Erscheinung nach die Samen dieser Gattung zu den merkwürdigsten der Liliifloren. Sie sind halb eiförmig und werden von trichterförmigen Gruben und gewundenen, längs- und querstreichenden Furchen tief zerklüftet; das gemahnt stark an die Windungen eines Gehirns. Ähnliche Samen wie Trichopus soll auch Avetra besitzen.

Aufgrund ihrer Samenmerkmale stehen *Stenomeris* und *Trichopus* einander nicht näher als den zweihäusigen Gattungen und sind auch keineswegs primitiver als diese. Gegen die Ursprünglichkeit der zwitterblütigen Dioscoreaceen spricht ferner das Fehlen einer Deckzelle bei *Trichopus* (NAGARAJA RAO 1956), wogegen bei den zweihäusigen die primäre Archesporzelle eine solche abgliedert (*Stenomeris* ist daraufhin nicht untersucht). HUTCHINSON (1934) dürfte deshalb für diesen Formenkreis die richtige Gliederung gefunden haben, als er die Familie der Stenomeridaceen wiederherstellte und die Trichopodaceen davon abtrennte. Will man andrerseits die Zahl der Angiospermen-Familien gewaltsam klein halten, dann ist eine Zerlegung der Dioscoreaceen in drei Unterfamilien angezeigt. Aber die Zweiteilung dieser Familie in eine zwitterblütige und eine zweihäusige Tribus, wie noch bei MELCHIOR in ENGLER 1964, vereinfacht die Verhältnisse ungebührlich und läßt sich nicht rechtfertigen.

Beziehungen zu den Polycarpiacae. Die Dioscoreaceen vereinigen wesentliche Merkmale der Liliifloren mit einigen starken Anklängen an die Dikotyledonen, vor allem an einige Familien der holzigen *Polycarpicae*. Diese erstrecken sich auf so viele Organe, daß sie sich nur im Sinn einer tatsächlichen Verwandtschaft verstehen lassen. Auch einige Samenmerkmale weisen in diese Richtung:

Die als Kristallschicht ausgebildete Innenepidermis des Ä.I. Unter den Monokotyledonen ist dieses Merkmal nur von den Dioscoreaceen nebst *Trichopus* bekannt, bei den holzigen *Polycarpicae* dagegen sind Kristalle an dieser Stelle verbreitet.

Das gelegentlich mehrschichtige I.I. Dieses Merkmal wiederholt sich unter den Monokotyledonen nur in einigen wenigen Familien (Araceen z.T., Palmen), bei den Dikotyledonen ist es dagegen nicht selten.

Das nicht-terminale Keimblatt. Zwischen dem Embryo der Dikotyledonen und dem typischen Monokotyledonen-Embryo vermittelt ein primitiver, einkeimblättriger Embryo, bei dem das Keimblatt den Stammscheitel noch nicht ganz aus seiner terminalen Position verdrängt hat. Dieser altertümliche Monokotyledonen-Embryo hat sich bei den Dioscoreaceen nebst *Stenomeris* und *Trichopus*, Taccaceen und einem Teil der *Helobiae* (HACCIUS 1952) erhalten.

Noch stärker nähern sich die Dioscoreaceen, Stenomeridaceen und Trichopodaceen den Zweikeimblätterigen in ihren vegetativen Organen:

Die Leitbündel stehen in der Sproßachse fast in einem Kreis, nur springen die größeren weiter nach innen vor als die mit ihnen abwechselnden kleineren oder es sind gelegentlich die größeren ein wenig nach innen versetzt. Zerstreute, markständige Bündel sind selten; nach BURKILL (1960) gibt es sie nur bei einigen wenigen Dioscorea-Arten mit besonders robusten Stengeln.

Für die jungen Sproßachsen und die Blattstiele gibt EMBERGER (1960) offene Bündel an.

Die Laubblätter rücken häufig paarweise zusammen. Außerdem sind sie stets in Stiel und Spreite gegliedert und besitzen am Übergang vom Stiel zur Spreite einen Bündelring. Die Spreite selbst ist fingerig-maschenförmig geadert und nicht selten handförmig gelappt oder drei- bis fünfzählig gefingert.

Vereinzelt bilden die Dioscoreaceen paarige Nebenblätter aus. Solche beschrieb LINDINGER (1902) von Tamus und bildete sie auch ab. BURKILL (1960) kennt Nebenblätter bei Dioscorea bulbifera. Allerdings treten sie immer nur selten auf.

Aus der Blütenregion sind das gelegentliche Vorkommen von zwei transversalen Vorblättern und der Discus in den Blüten einer bolivanischen Dioscorea-Art (EMBERGER 1960) recht ungewöhnliche Merkmale, wenngleich es auch bei der einen oder anderen Liliiflore paarige Vorblätter oder Discusbildungen gibt. Die zwitterblütigen Gattungen Stenomeris und Trichopus erinnern mit ihrer weit über die Theken hinaus verlängerten Konnektivspitze an verschiedene Polycarpicae, deren Staubblätter oft ähnliche Fortsätze tragen.

Während die Inhaltsstoffe der Dioscoreaceen im ganzen mehr auf die Liliifloren-Verwandtschaft hinweisen, finden sich in dieser Familie immerhin einige reichlich Gerbstoffe führende Arten, was es bei den Monokotyledonen bis auf Smilax nur selten gibt.
Die einzige als Gerbstoff-Pflanze angebaute Monokotyledone ist eine Dioscorea-Art aus Formosa (HEGNAUER 1963).

B e z i e h u n g e n z u d e n ü b r i g e n L i l i i f l o r e n . Die Zugehörigkeit der Dioscoreaceen zu den Liliifloren gründet sich, abgesehen vom Blütendiagramm und dem einkeimblätterigen Embryo, auf folgende Merkmale:

(a) Wie die meisten Liliifloren (ausgenommen die Iridaceen) führen die Dioscoreaceen ganz überwiegend einzellreihige Haare, meist mit einer stark gestreckten Endzelle (HUMMEL und STAESCHE 1962).

(b) Das Endosperm stimmt durch die ausgiebige Speicherung von Reservezellulose und das Fehlen von Stärke mit dem vieler Liliifloren überein. Sonst scheint es diese Art des Endosperms unter den Monokotyledonen nur noch bei den Palmen zu geben.

(c) Die bei den Liliifloren weit verbreitete Chelidonsäure findet sich auch bei einigen D i o s c o r e a - Arten. Von anderen Monokotyledonen ist sie nicht bekannt. Dagegen ist sie bei einigen wenigen, nicht miteinander verwandten zweikeimblätterigen Familien verbreitet (RAMSTADT 1953).

(d) Stereoide Saponine sind bei den Dioscoreaceen verbreitet, wenn auch nicht in so großer Menge wie bei Y u c c a und A g a v e . Bis auf die Liliifloren sind stereoide Saponine bei Monokotyledonen selten: es gibt sie bei A n t h u r i u m und spurenweise bei den Bromeliaceen, sehr wahrscheinlich auch bei den Burmanniaceen (HEGNAUER 1963).

Trotz ihrer Mittelstellung zwischen den P o l y c a r p i c a e und den eigentlichen Liliifloren sind die Dioscoreaceen keineswegs eine ursprüngliche Familie. Ihre hohe und selbständige Entwicklung bekundet sich in zahlreichen Merkmalen, von denen hier nur einige vorstechende erwähnt werden sollen:

so die geophytische Lebensweise und vor allem die Knollen der zweihäusigen Gattungen, für die es unter den Liliifloren nichts Vergleichbares gibt;

der windende Wuchs, nach BURKILL (1960) die am höchsten entwickelte, da zweckvollste Art des Kletterns;

die eigentümlichen, aus 2 oder 3 isolierten Siebteilen und teilweise auch aus getrennten Xylemsträngen bestehenden Stengelbündel. So stark differenzierte Leitbündel sind von den übrigen Liliifloren nicht bekannt, höchstens bei den Stengelbündeln von B e h n i a und in der Mittelrippe der Laubblät-

ter von Lapageria fand SCHLITTLER (1949) ähnliche Bildungen angedeutet. Die Stengelbündel der Dioscoreaceen sind nach v. MOHL (1845) meist aus drei einfachen Bündeln zusammengesetzt. Diese Deutung mag zutreffen, nur ist zu bedenken, daß sich bei den Liliifloren bisweilen der Holz- oder Siebteil von Haus aus einfacher Bündel zerklüftet, so bei Tricyrtis in den am weitesten außen gelegenen Stengelbündeln das Xylem und bei Pleea, Tofieldia, Xerophyllum und anderen das Phloem (BUXBAUM 1925).

Ferner sind hier die gewöhnlich syntepale und mit dem Fruchtknoten verwachsenen Blütenhülle zu nennen,

die häufige Reduktion der Zahl der Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens und das Vorkommen einsamiger Schließfrüchte,

sowie die geflügelten Samen von Dioscorea, Higinbothamia und Stenomeris.

In diesen Zusammenhang gehören auch die Pollenmerkmale der Dioscoreaceen im weiteren Sinn. Der für ein- wie zweikeimblätterige Angiospermen als ursprünglich angesehene unisulcate Pollen findet sich bei Stenomeris sowie einigen Dioscorea-Arten. Die Mehrheit der zweihäusigen Dioscoreaceen besitzt indessen bisulcaten Pollen, gelegentlich kommen auch Pollenkörner mit 3 Sulculi vor. Bei diesen dürfte es sich hier so wenig wie bei den Colchicaceen und Conostylideen um ein reliktartiges Dikotyledonen-Merkmal handeln; sie deuten eher auf eine konvergente Progression hin. Noch weiter ist die Vermehrung der Aperturen bei Avetra fortgeschritten. Ihr Pollen ist 4 (-5?) foraminoidat und im Gegensatz zu dem der übrigen daraufhin untersuchten Dioscoreaceen fein spinulös. Die Pollen des mit Avetra verwandten Trichopus sind noch unbeschrieben (Pollenmerkmale nach ERDTMAN 1952).

Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Nektarien der Dioscoreaceen. DELPINO (1903) beschreibt sie bei der weiblichen Blüte von Tamus als ein den Grund der Perigonröhre auskleidendes Drüsengewebe, das im obersten Teil des Fruchtknotens durch intraseptale Nektarspalten ergänzt wird. Nach PORSCH (1914) ist nun die Nektarsekretion an der Blütenhülle und den Filamenten eine Eigentümlichkeit der Polycarpicae und eines Teils der Liliifloren. Bei den übrigen Monokotyledonen gibt es diese nicht; hier ist, wie auch bei einigen Entwicklungslinien

der Liliifloren, das Nektar ausscheidende Gewebe in den Septen des Fruchtknotens verborgen. Demnach ist wenigstens Tamus in diesem Merkmal weiter fortgeschritten als selbst einige zentrale Gruppen der Liliifloren mit ihren oft noch ganz nach Art der Polycarpicae gestalteten Nektarien.

Ihren Pollen und Nektarien nach sind die Dioscoreaceen eine verhältnismäßig abgeleitete Familie. Auch aufgrund der Präsenz von echten Gefäßen (Tracheen) in allen vegetativen Organen erscheinen sie stärker abgeleitet als die meisten anderen Liliifloren. Bekanntlich lassen sich ja die Monokotyledonen nach ihren Gefäßen in 3 Gruppen gliedern: (a) der einen gehen Gefäße in allen Organen ab, (b) die andere führt nur in den Wurzeln und (c) die letzte in allen vegetativen Organen Gefäße. Daraus schloß CHEADLE (1953) auf eine von den Dikotyledonen unabhängige Entstehung der Gefäße bei den Einkeimblätterigen; diese sollen zunächst in den Wurzeln entstanden sein und mit zunehmender Entwicklungshöhe von da aus auf den Sproß übergegriffen haben. Gegen die Richtigkeit dieser Hypothese erheben sich einige Bedenken. (1) Die Wurzeln sind im ganzen recht konservative Organe und Neuerungen abhold; eine unvermittelte Neubildung von Gefäßen in ihnen ist weniger wahrscheinlich als ihr Festhalten an Strukturen, die ein viel stärker zu Progressionen geneigter Sproß längst wieder aufgegeben hat. (2) Bei allen gefäßlosen Monokotyledonen handelt es sich um schwimmende und submerse Wasserpflanzen: sie rekrutieren sich aus den Helobiae (vor allem die marinen Gattungen gehören zu ihnen) und den Lemnaceen, die insgesamt keine Gefäße besitzen. Die aber zählen gerade zu den am weitesten abgeleiteten und am stärksten ihrer Umwelt angepaßten Blütenpflanzen. Von Primitivität kann hier nicht die Rede sein; sie wird, wie bei vielen im Wasser lebenden Dikotyledonen, nur durch eine starke Reduktion des Leitungssystems vorgetäuscht. (3) Die tatsächlich ursprünglicheren Helobiae, dazu gehören vor allem die sumpfbewohnenden Alismataceen und Butomaceen, führen in den Wurzeln recht abgeleitete Gefäße, die übrigen Organe sind gefäßlos (CHEADLE und TUCKER 1961). Auch die mit den Lemnaceen verwandten Araceen besitzen in den Wurzeln Tracheen. Es liegt nun der Verdacht nahe, daß eine ähnliche Reduktion wie die, der die Arales und Helobiae ihre teilweise oder vollständige Gefäßlosigkeit verdanken, auch bei den Liliifloren und einigen anderen Einkeimblätterigen stattgefunden hat. Allerdings fehlen bei den Liliifloren Wasserpflanzen fast ganz (eine Ausnahme macht Crinum natans) und damit die

Voraussetzung für die letztmögliche Rückbildung der Gefäße. Vermutlich besteht ein Zusammenhang zwischen der bei vielen Liliifloren ausgeprägten Tendenz zur Stauchung der Sproßachse sowie zur geophytischen Lebensweise und dem häufigen Fehlen von Gefäßen im Sproß. Die Evolution des Leitungsgewebes dürfte sich bei den Monokotyledonen eher in einer der Ansicht CHEADLES entgegengesetzten Weise vollzogen haben: ursprünglich scheint der Besitz von Tracheen im ganzen Vegetationskörper zu sein und verschiedene Entwicklungslinien behielten dieses von ihren zweikeimblätterigen Vorfahren überkommene Merkmal bei oder entwickelten es weiter, wie die Gräser, bei anderen dagegen kam es, manchmal im Gefolge von Anpassungen an extreme Lebensformen oder Umweltbedingungen, aber im ganzen eher autonom, zum Verlust der Tracheen im Sproß oder, wie bei den genannten Wasserpflanzen, in allen Organen. Demnach dürften die im Vegetationskörper der Dioscoreaceen verbreiteten Gefäße mit ihren leiterförmig durchbrochenen, vielsprossigen Zwischenwänden eher als ein ursprüngliches denn als abgeleitetes Merkmal gewertet werden.

Die Stellung der Dioscoreaceen in einem natürlichen System. Bei HUTCHINSON (1934), der die Liliifloren in mehrere Ordnungen zerlegt, bilden die Dioscoreaceen nebst den wohl zurecht davon abgetrennten Stenomeridaceen und Trichopodaceen zusammen mit den Roxburghiaceen die Ordnung Dioscoreales. Dioscoreaceen und Roxburghiaceen stimmen tatsächlich in einigen wichtigen Merkmalen überein und stehen einander verhältnismäßig nahe. Trotzdem bedeutet der Vorschlag HUTCHINSONS keine Verbesserung, denn die Dioscoreaceen verraten außer zu den Roxburghiaceen noch zu einigen anderen Liliifloren-Gruppen verwandtschaftliche Beziehungen, vor allem zu Rhipogonum, entferntere auch zu den Taccaceen. Andrerseits stehen die Roxburghiaceen den Parideen so nahe, daß es unnatürlich ist, sie auf verschiedene Ordnungen zu verteilen.

Für den Versuch, die Affinitäten der Dioscoreaceen mittels systematischer Kategorien auszudrücken, bieten sich zwei Möglichkeiten an, nämlich diese Familie nebst Stenomeris und Trichopus als eine enggefaßte Ordnung wegen der in ihr angehäuften Dikotyledonen-Merkmale an den Anfang der Liliifloren zu stellen oder die Dioscoreales so weit zu fassen, daß sie auch die mit der namengebenden Familie nurmehr mittelbar ver-

wandten Gruppen einschließt. Dadurch erhielten die Dioscoreales ungefähr den Umfang von DEYLS (1955) "Dicotylophyll evolutionary group". Dem Bestreben, an die Stelle der nicht genau definierbaren Liliifloren der älteren Autoren präziser umschriebene Ordnungen zu setzen, wäre damit allerdings wenig gedient.

II. Die Roxburghiaceen und Trilliaceen.

Die Roxburghiaceen. Aus dieser nur drei Gattungen zählenden Familie wurden Samen von Croomia und Stemona untersucht. Bei Stemona stellten sich so große Artunterschiede heraus, daß eine Zerlegung der Gattung zu erwägen ist.

Samenmerkmale. Die Samen behalten wie bei den meisten Liliifloren den anatropen Bauplan der Samenanlage bei. Sie sind rundlich bis länglich eiförmig, bei allen untersuchten Arten fein längsrippig und ohne die stets vorhandenen Anhängsel

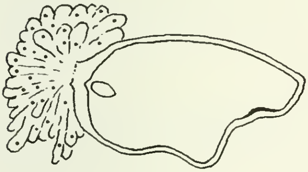


Abb. 14: Längsschnitt durch einen Samen von Stemona japonica mit wohlentwickeltem Eläosom. 12 mal vergrößert.

2 - 5 mm lang bei einem Durchmesser von etwa 1,5 mm. Die Zahl der Rippen liegt zwischen 16 und etwa 28; sie scheint für die Arten konstant zu sein.

Die Samen aller Roxburghiaceen sind durch eigentümliche, in Konsistenz und meist auch Farbe vom Samenkörper abweichende Anhängsel ausgezeichnet. Diese weisen bei den untersuchten Arten in Form, Lage und Ausdehnung große Unterschiede auf:

Das von Stemona japonica (Abb. 14) geht sehr wahrscheinlich aus dem Hilum hervor; allerdings ist eine Beteiligung der Mikropyle ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nicht auszuschließen. Die Raphe beteiligt sich jedenfalls nicht daran.

Stemona tuberosa führt ein offensichtlich dem Hilum

zugehöriges Anhängsel, nur gesellt sich bei dieser Art zu dem Anhängsel am Mikropylende des Samens ein weiteres, etwas kleineres im Chalazagebiet hinzu.

Bei Croomia geht das Anhängsel aus dem Hilum (eine Beteiligung der Mikropyle ist unwahrscheinlich) und dem größten Teil der Raphe hervor. Es überbrückt gewissermaßen die Lücke zwischen den beiden Anhängseln von Stemona tuberosa und kann als das ursprünglichste in dieser Familie aufgefaßt werden. Das gilt aber nicht für seine Gestalt. Es ist ein länglich-muschelförmiger, dem Samen aufliegender Körper und reicht von der Mikropyle auf der Raphenseite fast bis zur Chalaza. Außen ist es schwach gewölbt, fast flach und mehr oder weniger glatt, die Ränder dagegen sind in dicke, saftige Haare und bandförmig verbreiterte Fransen zerschlissen, und zwar am mikropylären Ende in ziemlich zahlreiche, kurze Haare, an den Flanken zwischen Mikropyle und Chalaza in bandförmige Fransen, deren Länge den Durchmesser der Samen (quer zur Samenachse) übertrifft; gegen die Chalaza hin ist das Anhängsel ungeteilt und nur unregelmäßig gezähnt. Es besteht aus ganz dünnwandigen Zellen. Wie der Funiculus, dessen distales Ende mit dem Samen verbunden bleibt, ist es blaß gelblich bis fast farblos und kontrastiert mit der dunkel rotbraunen Samenschale.

Das dem Mikropylende des Samens aufsitzende Anhängsel von Stemona japonica ist ein halbkugeliger Körper und besteht aus dicht gedrängten, saftigen, keulenförmigen Haaren, die von einer ganz kleinen Anheftungsstelle aus strahlig divergieren und den Eindruck eines geschlossenen Zellverbands erwecken. Es ist gleichwohl farblos und führt außerdem massenhaft fettes Öl, ist also ein regelrechtes Eläosom und dürfte der Samenverbreitung durch Ameisen dienen. Das mag auch bei Croomia der Fall sein, doch erwies sich das Anhängsel dieser Gattung viel weniger lipoidhaltig als das von Stemona japonica. In beiden Fällen sind die Anhängsel stärkefrei, wenigstens an den von mir untersuchten Samen.

Ganz abweichend verhalten sich die terminalen Appendices an den Samen von Stemona tuberosa. Sie sind beide länglich kegel- bis fast walzenförmig, das größere, am Mikropylende des Samens stehende, erscheint als eine etwas verdickte, distale Verlängerung des Funiculus, das chalazale Anhängsel ist mehr kegelförmig und meist kürzer als jenes. Lipoide oder Stärke fand ich in diesen nicht, allerdings diente älteres Herbarmaterial zur

Untersuchung.

Das Ä.I. besteht aus drei oder mehr Zellschichten, von denen die äußere (Außenepidermis) deutlich längs, die innere (Innenepidermis) stark quer gestreckt ist. Bei dem reichschichtigen Ä.I. von Stemona tuberosa beschränkt sich die Querstreckung nicht auf die Innenepidermis, sondern ergreift auch die angrenzenden, inneren Schichten. Diese Kreuzschichtung scheint, zusammen mit den Längsrippen auf den Samen, ein Familienmerkmal der Roxburghiaceen zu sein. Die Rippen gehen auf eine örtlich begrenzte, perikline Zellvermehrung der subperipheren Schichten des Ä.I. zurück; die inneren, quergestreckten Lagen nehmen daran keinen Anteil.

Im ganzen ist das Ä.I. von Croomia und Stemona stärker abgeleitet als das der kapselfrüchtigen Dioscoreaceen. Allerdings erfolgt seine Weiterentwicklung bei den Roxburghiaceen auf eine andere Weise.

Bei Stemona ist das Ä.I. in eine kräftig rotbraune Außenepidermis und die überwiegend blaß gelblichen, übrigen Schichten differenziert. Die Lumina der äußeren Epidermiszellen sind meist vollständig mit rotbraunen Massen ausgefüllt, nur gelegentlich beschränken sich diese auf einen dicken Wandbelag. Ähnlich den weiter innen gelegenen Zellen besitzen auch die der äußeren Epidermis merklich verdickte, gelbliche bis fast farblose Wände. Die rotbraunen Zellinhalte der äußeren Epidermis sind deshalb auch am reifen Samen durch breite, helle Radialwände getrennt. Von der Außenepidermis abgesehen, sind die meisten Zellen des Ä.I. leer, d.h. mit Luft oder Wasser gefüllt. Ihre kräftigen Wände sind von feinen, tüpfelartigen Poren durchbrochen. In dieses hellgelbliche bis fast farblose Gewebe sind mehr oder weniger zahlreich isolierte Zellen eingestreut, die kleine oder zum Teil recht ausgedehnte, rotbraune Plasmareste führen; bisweilen kleiden diese die ganze Zelle aus. Bei Stemona tuberosa sind diese Phlobaphen-führenden Zellen in großer Zahl regellos in das helle Gewebe eingestreut, enthalten aber gewöhnlich nur kleine, rotbraune Plasmareste; bei Stemona japonica beschränkt sich ihr Vorkommen fast ganz auf die inneren, quer gestreckten Schichten des Ä.I., dafür sind die gefärbten Plasmareste meist größer und füllen gelegentlich das ganze Lumen aus. Infolge seiner kräftigen Zellwände kollabiert das Ä.I. bei Stemona nicht.

Das Ä.I. von Croomia ist im Gegensatz zu dem von

S t e m o n a armschichtig. Auch hier gehen die Längsrippen auf perikline Zellteilungen der subperipheren Schicht des Ä. I. zurück, allerdings ist diese Schichtvermehrung ganz geringfügig. Die Rippen treten vor allem durch das Kollabieren des Ä. I. in den dazwischenliegenden Tälern hervor. Das ist wegen den im Vergleich zu S t e m o n a ziemlich dünnen Zellwänden des Ä. I. nicht verwunderlich. Die quergestreckte innerste Zellschicht (Innenepidermis) ist sogar durchgehend stark abgeflacht. Das übrige Ä. I. einschließlich der Außenepidermis behält wenigstens in den Rippen seine geräumigen, luft- oder wassergefüllten Lumina bei. Die äußere Epidermis ist bei C r o o m i a farblos und besteht fast nur aus den leeren Zellwänden. Die darunter liegenden Zellen werden im Bereich der Rippen von einem geschlossenen, rotbraunen Plasmabelag ausgekleidet, auch die der Innenepidermis, nur ist bei dieser das Lumen gewöhnlich auf eine schmale Spalte verengt. Der Wechsel von der farblosen Außenepidermis zu den rotbraunen Innenschichten erfolgt ganz unvermittelt. In den Senken zwischen den Rippen führt nur die Innenepidermis rotbraune Plasmareste; das übrige Gewebe, das, ohne die Außenepidermis, nur ein, höchstens zwei Zellschichten ausmacht, ist wie diese kollabiert und farblos.

Der wesentliche Unterschied zwischen C r o o m i a und S t e m o n a in der Ausbildung des Ä. I. liegt in der Verteilung der Phlobaphen-führenden Plasmareste. Diese konzentrieren sich bei S t e m o n a im wesentlichen auf die äußere Epidermis, deren Zellen davon meist vollständig ausgefüllt sind, wie das gleichfalls bei den kapselfrüchtigen D i o s c o r e a l e s der Fall ist; das übrige Ä. I. ist verhältnismäßig arm an Phlobaphenen. C r o o m i a besitzt demgegenüber eine farblose Außenepidermis und rotbraun gefärbte innere Schichten; dadurch erinnert die Gattung stark an P a r i s und T r i l l i u m .

Das I. I. der Roxburghiaceen ist stark kollabiert und wird nach außen und innen von einer gut, aber nicht auffallend entwickelten Cuticula begrenzt. Bei C r o o m i a ist das I. I. farblos und es behält seine zelluläre Gliederung auch am reifen Samen bei; die Zellgrenzen sind gerade noch wahrnehmbar. Bei S t e - m o n a degeneriert das I. I. dagegen viel stärker. Es ist orangebraun gefärbt und in ein fast homogenes Häutchen umgeschmolzen, das nur noch an wenigen Stellen seine Entstehung aus zwei Schichten erkennen läßt.

Gewöhnlich besteht das Endosperm aus isodiametrischen

Zellen, nur bei S t e m o n a t u b e r o s a sind die subperipheren zu einem guten Teil radial gestreckt. Bei dieser Art wenigstens sind die Zellwände der äußersten Endospermschicht deutlich verdickt (10 - 12 μ), nach innen zu nimmt die Wandstärke ab (4 - 5 μ). Das Endosperm von S t e m o n a j a p o n i c a hat auch in der Peripherie nur wenig verdickte, 3 - 4 μ starke Zellwände, weiter innen sind sie nur noch halb so dick. Ähnlich dünnwandig sind auch die Endospermzellen von C r o o m i a. In keinem Fall, nicht einmal bei S t e m o n a t u b e r o s a, zeigen sich auch nur Spuren von Tüpfeln.

Das Endosperm der Roxburghiaceen speichert im wesentlichen Aleuron und fette Öle, die Reservezellulose spielt offenbar eine untergeordnete Rolle. Dagegen kommt im Endosperm aller untersuchten Samen Stärke vor, bei S t e m o n a freilich nur in geringer Menge, massenhaft dagegen bei C r o o m i a. Das geringste Stärkevorkommen weist das Endosperm von S t e m o n a j a p o n i c a auf. Es beschränkt sich auf eine dünne Schicht mehr oder weniger degenerierter Zellen, die den Embryo, sein Wurzelende ausgenommen, umgibt. Die Stärkekörner sind kugelig und ziemlich klein, sie erreichen einen Durchmesser von etwa 3 μ. S t e m o n a t u b e r o s a führt im Endosperm weithin Stärke, in den meisten Zellen allerdings nur ganz sparsam. Stärkereich sind lediglich zwei Gebiete: erstens wiederum das dem Embryo anliegende, degenerierte Endosperm, zumal im Bereich der Keimblattspitze, nicht dagegen um die Radicula herum; und zweitens, im Gegensatz zur erstgenannten Art, die äußerste Endospermschicht im mikropylären Drittel oder Viertel des Samens. Weiter gegen die Chalaza zu sind die peripheren Endospermzellen stärkefrei. Das Vorkommen von Stärke ausgerechnet in der gewöhnlich stärkefreien, äußeren Endospermschicht ist überraschend und ganz unerklärlich. Die beiden ausgiebig Stärke-führenden Areale sind durch stärkearme Schichten getrennt. Die Stärkekörner werden größer als bei S t e m o n a j a p o n i c a und außer kugeligen von 4 - 5 μ Durchmesser treten unter den größeren reichlich ei- oder halbeiförmige von 6 mal 4 μ Länge und Breite auf.

Ein ganz anderes Bild zeigt C r o o m i a. Hier findet sich bis auf der Peripherie in allen Endospermschichten reichlich Stärke. Nur in den subperipheren Schichten ist sie spärlich vorhanden und in der äußersten Schicht fehlt sie ganz. Die Stärkekörner sind kugelig, die größeren zum Teil auch eiförmig und in ihren Abmessungen entsprechen sie jenen von S t e m o n a t u b e -

rosa. Das Nährgewebe von Croomia kann man bereits als Stärkeendosperm bezeichnen, freilich nur als ein primitives. Seine Ursprünglichkeit erweist sich in drei Merkmalen:

1. in dem reichen Gehalt aller, auch der Stärke führenden Endospermzellen an Lipoiden;
2. in dem allmählichen Übergang von der stärkefreien Aleuronschicht zu den stärkereichen Innenschichten; und
3. in den verhältnismäßig kleinen Stärkekörnern.

Die Samen von Croomia und Stemona japonica enthalten einen sehr kleinen, ungegliederten, länglich eiförmigen Embryo von nur 0,5 mm Länge; ganz anders Stemona tuberosa, deren schlank zylindrischer Embryo gut drei Viertel der Länge des Endosperms einnimmt.

Verwandtschaftsverhältnisse. Croomia und Stemona weichen in einigen wichtigen Merkmalen voneinander ab, doch verbleiben ausreichende Übereinstimmungen für die Zusammenfassung der beiden Gattungen in einer Familie. Diese ist vor ihren näheren Verwandten und zum Teil vor allen übrigen Liliifloren durch einige auffällige Eigenarten ausgezeichnet:

(a) Blütenhülle und Andrözeum sind aus dimeren Wirteln aufgebaut.

(b) Der Fruchtknoten besteht (wenigstens bei Stemona, wahrscheinlich auch bei den übrigen Gattungen) aus einem einzigen Fruchtblatt. Er ist nicht parakarp, wie noch von MELCHIOR in ENGLER (1964) irrtümlich wiederholt wird, obwohl schon 1875 EICHLER den wahren Sachverhalt beschrieben und abgebildet hat. Die Früchte von Stemona sind demnach ähnlich den Hülsen der Leguminosen suturicide und zugleich fachspaltige Kapseln.

(c) Ein Griffelchen ist in dieser Familie nicht entwickelt; die Narbe sitzt dem Fruchtblatt unmittelbar auf.

(d) Die Samen führen am Hilum und zum Teil auch an der Chalaza ein Anhängsel.

(e) Das I.I. kollabiert vollständig.

(f) Das Endosperm führt Stärke, wenigstens im Umkreis des Keimblatts. Seine Zellwände können ein wenig verdickt sein, aber Tüpfel fehlen auch in diesem Fall.

Ganz eigenartig ist die Aderung der Laubblätter. Die Spreite wird von mehreren (5 - 11, am Spreitengrund gelegentlich bis 15) bogig konvergierenden Längsadern durchlaufen. Diese sind bei Croomia durch verhältnismäßig kräftige, sehr locker gestellte, schräg aufsteigende, meist leicht S-förmig gebogene Sekundäradern und außerdem durch zahlreiche, feine, waagrechte Queradern miteinander verknüpft. Diese feinen, parallelen Queradern stehen auf den Längsadern senkrecht und erzeugen dadurch ein leiterförmiges Maschenwerk mit etwa 2 - 3 Sprossen auf einem Millimeter. Die Queradern sind nur wenig verzweigt und können zwischen zwei Längsadern wie auch zwischen einer Längsader und einer schrägen Sekundärader vermitteln. Ganz ähnlich verhält sich übrigens Stichoneuron, bloß sind hier die kräftigeren Sekundäradern gerade und schließen mit den Längsadern einen weniger spitzen Winkel ein also bei Croomia; stellenweise, zumal am Spreitenrand, bilden sie mit den Längsadern fast einen rechten Winkel.

Die am stärksten vereinfachte und abgeleitete Aderung findet sich bei Stemona. Hier gleichen sich die ursprünglich schrägen und kräftigeren Sekundäradern vollständig den feinen, waagrechten Queradern an und gehen in diesen auf. In dieser Gattung entfallen auf einen Millimeter 3 - 5 Queradern. Die beschriebenen, leiterförmig angeordneten, wenig oder nicht verästelten Queradern sind ein Familienmerkmal der Roxburghiaceen. Unter den Liliifloren gibt es sie angenähert nur noch bei Behnia.

Die Aderung der Laubblätter und das Blütendiagramm machen die Roxburghiaceen zu einer der am leichtesten erkennbaren Pflanzenfamilien. Trotzdem sind sie weniger isoliert, als es auf den ersten Blick scheint. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den Dioscoreales, Trilliaceen und Luzuriagaceen. Den Dioscoreales, vor allem der Gattung Stenomeris, nähern sie sich durch die Wuchsform, den bei Stemona häufig windenden Sproß, die nicht selten paarweise oder wirtelig angeordneten Laubblätter und ganz besonders durch die wenigstens bei Stemona fast in einem Kreis stehenden Leitbündel in der Sproßachse. Es alternieren wie bei den Dioscoreales kleinere, ein wenig nach außen versetzte Bündel mit größeren, die nach innen, gegen das bündelfreie Mark vorspringen. Die Anordnung der Leitbündel in der Sproßachse gehört zu den stärksten Argumenten für die Annahme eines verwandtschaftlichen Zusammenhangs zwischen Dioscoreales und Roxburghiaceen.

Sie wiederholt sich weder bei den Trilliaceen noch bei den "Luzuriagoideen". Dagegen stimmen Roxburghiaceen und Dioscoreales im Bau der Stengelbündel nicht überein. Diese sind bei Stemona nach LACHNER - SANDOVAL (1892) einfach. Auf dem Querschnitt erscheinen sie elliptisch herz- bis fast V-förmig mit einem einzigen, allseits von Xylem eingeschlossenen Siebteil. Das Protoxylem liegt am Innenrand des Bündels. Dadurch nähert sich Stemona den Smilacaceen, "Luzuriagoideen" und Polygonateen. Mit einigen von diesen bestehen auch anderweitig Ähnlichkeiten, so mit den meisten Luzuriagaceen, mit Eustrephus und den Polygonateen in der vom Stiel abgegliederten und in ein Perikladium verlängerten Blüte, dem kontinuierlichen mechanischen Ring in der Sproßachse und dem davon scharf abgesetzten, aus ziemlich dünnwandigen Zellen bestehendem Mark.

Der stark verlängerte Konnektiv-Fortsatz der meisten Stemona-Arten erinnert an Stenomeris und Trichopus. Die allen Roxburghiaceen eigentümliche Reduktion des Stylulus ist, wenigstens als Tendenz, auch bei den Dioscoreales angedeutet. Zu einer vollständigen Verwachsung des Fruchtknotens mit der Blütenhülle kommt es bei den Roxburghiaceen wie auch bei anderen, unicarpellaten Formen nicht, nur bei Stichoneuron ist der Fruchtknoten am Grund kurz mit dem Perigon verbunden; andrerseits verrät sich ein Zug zur Epigynie bei allen drei Gattungen in den vom Pedicellus abgegliederten und in ein Perikladium ausgezogenen Blüten. Bei den Dioscoreales mit ihrem der Länge nach mit der Blütenhülle verwachsenen Fruchtknoten gibt es diese Abgliederung der Blüte vom Stiel nicht. Stemona gemahnt in der Ausbildung der äußeren Epidermis der Samenschale und dem Vorkommen verhältnismäßig dickwandiger, ungetüpfelter Endospermzellen an Dioscorea. Schließlich machen die bei Dioscorea und Stemona vorkommenden Alkaloide eine Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen wahrscheinlich. Dazu meint HEGNAUER (1963): "Beide sind Lactonbasen und bei beiden läßt sich im Lactonteil des Moleküls ein isoprenoider Rest (Seneciosäure im Dioscorin, Methyl-äthylessigsäure im Tuberostemonin) erkennen".

Die Trilliaceen (Parideen). Zur Untersuchung standen reife Samen von Paris (2 Arten) und Trillium (5 Arten) zur Verfügung. Von Medeola habe ich keine Samen, von Scoliopus nur unreife gesehen. Soweit sich das in diesem Zustand beurteilen läßt, stimmen diese mit jenen von Trillium

gut überein. Auch die Samen von Paris und Trillium sind ganz ähnlich, der eindrucksvollste Unterschied liegt in der Raphe und dem Hilum, die bei Trillium in ein Eläosom umgewandelt sind, während Paris ein solches fehlt.

Samenmerkmale. Die Samen sind halbeiförmig oder rundlich elliptisch und im Querschnitt kreisrund bis abgerundet deltoid und nie gerippt oder gefurcht. Ihre Länge beträgt ohne Anhängsel 2,3 - 4 mm bei einem Durchmesser von 1,5 - 2,5 mm. Bis auf Raphe und Anhängsel sind sie kaffee- oder rotbraun gefärbt.

Bei Trillium bildet das dem Hilum zugehörige Gewebe zusammen mit dem angrenzenden Raphengebiet oder der ganzen Raphe ein farbloses oder blaß gelbliches Anhängsel (Abb. 3). Dieses besteht aus zartwandigen, reichlich mit lipoidhaltigem Plasma und fettem Öl in Tropfenform gefüllten Zellen. Wiederholt fand ich in den Anhängseln neben Lipoiden Stärkekörner. Dabei mag es sich um eine Entwicklungshemmung oder um Notreife handeln, denn in den unreifen Samen führt das Anhängsel massenhaft Stärke, die bei der Reife im allgemeinen vollständig in fette Öle umgewandelt wird. Die Samen von Trillium werden, wie BERG (1958) nachgewiesen hat, wegen ihrem ölhaltigen Anhängsel von Ameisen verschleppt. Im Gegensatz zu dem sonst recht ähnlichen Eläosom von Croomia ist das von Trillium ungeteilt und glattrandig. Bei den von mir untersuchten amerikanischen Arten ist es eine dickliche, halb-eiförmige, außen schwach längsgekielte Kappe mit rundlich dreieckigem Querschnitt. Es reicht nicht selten von der Chalaza bis zur Mikropyle. Im Gegensatz zu den fleischigen Eläosomen der neuweltlichen Trillium-Arten ist das Anhängsel von Trillium tschonoskii seitlich stark zusammengedrückt und dünnhäutig.

Im Gegensatz zu Trillium besitzen die Samen von Paris kein Eläosom. Bei ihnen kommt die Raphe als schmale, blasse, nur wenig vorspringende Kiellinie zum Vorschein und das Chalazagebiet hebt sich von der übrigen Samenschale als heller Fleck ab. Zwar erfolgt an dieser Stelle eine Vermehrung der Zellschichten, aber Lipoide werden in der Samenschale nicht gespeichert.

Von Chalaza, Raphe und Mikropyle abgesehen, besteht das Ä.I. aus 3 - 5 Zellschichten. Die äußeren Epidermiszellen sind stets längs-, die Zellen der inneren Epidermis quer gestreckt, während die dazwischen eingeschlossenen Zellen etwa so lang wie

breit oder ein wenig längsgestreckt sind. Nicht selten sind die antiklinen Wände der äußeren Epidermiszellen leicht gewellt. Ein auffälliges und allen Parideen (auch Scoliopus) gemeinsames Merkmal ist die Differenzierung des Ä.I. in eine periphere Zone leerer, farbloser und oft nicht kollabierender Zellen, deren Wände mit Chlorzinkjod-Lösung ohne weitere Behandlung eine deutliche Zellulose-Reaktion geben, und eine rotbraun gefärbte Innenzone, in der die Zellen, sofern sie nicht kollabiert sind, von Phlobaphen-führenden Plasmabelägen ausgekleidet oder, wenn sie zusammengedrückt sind, von rotbraunen Plasmaresten ausgefüllt werden. Bei Paris besteht die farblose Außenzone nur aus der äußeren Epidermis, ist also einschichtig; die übrigen Schichten des Ä.I. sind rotbraun gefärbt. Umgekehrt beschränkt sich bei den untersuchten Trillium-Arten die Phlobaphen-führende Innenzone auf die Innenepidermis, wogegen die äußere Epidermis und die mittleren Schichten farblos sind oder höchstens die der Innenepidermis angrenzenden Zellen vereinzelt Spuren rotbrauner Plasmareste enthalten. Die äußere Epidermis kollabiert weder bei Paris noch bei Trillium. Ihre antiklinen Zellwände sind in der erstgenannten Gattung deutlich verdickt und grob getüpfelt. Bei Trillium habe ich das nicht gefunden.

Paris und Trillium führen im reifen Samen ein stark kollabiertes, blaß gelb bis hell orangebraun gefärbtes I.I. Die untersuchten Trillium-Arten lassen die Entstehung dieser Schicht aus zwei Zellagen gewöhnlich noch erkennen, bei Paris quadrifolia ist sie kaum noch angedeutet. Zwischen- und Innencuticula sind mäßig dünn.

Das Endosperm der Trilliaceen besteht aus isodiametrischen oder ein wenig radial gestreckten Zellen. Die Zellwände sind bei einigen Trillium-Arten, z.B. Trillium ovatum und T. sessile, deutlich verdickt und getüpfelt. Diese durchwegs recht geräumigen Tüpfel sind gelegentlich kreisrund oder häufiger rundlich elliptisch mit einem Durchmesser von 10 - 20 μ. Nicht selten gibt es auch länglich querelliptische und gelegentlich hantelförmige Tüpfel mit einer kurzen Achse von 10 - 20 μ und einer langen von 20 - 50 μ. Diese großen Tüpfel nehmen meist die ganze Wandbreite ein.

Bei den meisten Trilliaceen tritt indessen die Speicherung von Reservezellulose im Endosperm stark zurück, die Tüpfel fließen ineinander und beanspruchen die ganze Wandfläche, so daß die ursprüngliche Wandverdickung nur als eine schmale, den Kan-

ten der Zellen folgende Leiste erhalten bleibt. Das läßt sich vor allem im inneren Endosperm von Paris quadrifolia beobachten; die peripheren Schichten sind hier ungetüpfelt. Ganz ungetüpfelt sind die dünnwandigen Endospermzellen von Paris incompleta, Trillium erectum und T. tschonoskii.

Wie bei den Roxburghiaceen nimmt bei den Trilliaceen die Reservezellulose an Bedeutung als Speicherstoff ab. Ihr Endosperm führt vor allem Aleuron, Lipoide und teilweise auch Stärke. Ähnlich Croomia gibt es bei Paris incompleta, P. quadrifolia, Trillium erectum und T. ovatum ein primitives Stärkeendosperm, d.h. es finden sich in allen, auch den Stärke-führenden Zellen, reichlich fette Öle; die Stärke-freie, periphere Zellschicht ist noch nicht scharf vom inneren Endosperm abgegrenzt, sondern geht allmählich in dieses über und die Stärkekörner sind bei einem Durchmesser von 3 - 7 μ kugelig oder rundlich ellipsoidisch. Fast Stärke-frei fand ich das Endosperm von Trillium cernuum, T. sessile und T. tschonoskii; bei ihnen enthalten nur die unmittelbar dem Embryo benachbarten Zellen Stärke.

Allen Trilliaceen (auch Medeola und Scolipus) gemeinsam ist der winzige, ungegliederte, kugelige oder rundlich eiförmige Embryo. Seine Länge beträgt 0,2 - 0,3 mm.

Abweichende Gattungen. Dank den Untersuchungen von BERG (1958, 1962 a und b) gehören die Trilliaceen ihren gametophytischen Merkmalen nach zu den am besten bekannten Liliifloren. BERGS Beobachtungen erstreckten sich auf alle vier Gattungen und förderten im Gegensatz zu den wenigstens bei Paris und Trillium recht einförmigen Samenmerkmalen zahlreiche und zum Teil einschneidende Unterschiede zutage. Medeola und Scoliopus divergieren in ihren gametophytischen Merkmalen so stark von Paris und Trillium, daß BERG vorschlägt, sie aus den "Parideen" auszuschließen und jede von beiden Gattungen zu einer besonderen Tribus zu erheben. Medeola gehört nach BERG zu den "Lilioideen" (im Sinn von KRAUSE in ENGLER und PRANTL 1930), mit denen sie auch in einigen wesentlichen Merkmalen übereinstimmt. Davon ist der nach dem Fritillaria-Typus gebildete Embryosach das wichtigste, denn diese Neuerung findet sich bei den übrigen Liliifloren äußerst selten (Clintonia). Der Embryosack von Scoliopus entsteht nach dem Normaltypus, der von Paris und Trillium nach dem Scilla-Typus. Scoliopus weicht von Medeola

wie den übrigen Parideen durch die hypotrope statt pleurotrope Lage der Ovula, den Besitz eines Funiculus und die schon vor der Befruchtung verschmelzenden Polkerne des Embryosacks ab. BERG rechnet diese Gattung zu den "Melanthioideen" und sieht in Calochortus und Tricyrtis ihre nächsten Verwandten. Aber gerade diese zwei Genera nehmen, vor allem in ihren Samenmerkmalen, eine Mittelstellung zwischen den "Lilioideen" und den "Melanthioideen" ein; das macht die von den älteren Autoren angenommene Verwandtschaft von Scoliopus mit Medeola wieder ganz wahrscheinlich.

Verwandtschaftsverhältnisse. Paris und Trillium unterscheiden sich voneinander wesentlich durch die Bildungsweise des Endosperms. Dieses entsteht bei Paris quadrifolia wie übrigens auch bei Medeola, Scoliopus und den "Lilioideen" nukleär, bei Trillium dagegen helobial. Zweifel an einem nahen, verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen Paris und Trillium bestehen trotzdem nicht und einige in China und im Himalajagebiet heimische Arten verwischen die Gattungsunterschiede fast ganz. Zu diesen gehört das Trillium govanianum mit zwei gleichartigen, korollinischen Perigonkreisen. Auch enden seine Antheren in einer winzigen Konnektivspitze und erinnern dadurch an Paris. Leider hatten weder BERG noch ich aus diesem intermediären Formenkreis Material zur Verfügung.

Die nächsten Verwandten von Paris und Trillium sieht BERG in den Convallarieen und Polygonateen. Die Übereinstimmungen mit diesen beschränken sich allerdings auf einige wenige Merkmale, wie den Bildungsmodus des Embryosacks, die Beerenfrüchte und das Vorkommen von Calciumoxalat in Form von Raphiden. Die, wie ich finde, mit den Trilliaceen viel näher verwandten Roxburghiaceen erwähnt BERG nicht, da ihre gametophytischen Merkmale unbekannt sind. Für einen verhältnismäßig engen verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen Trilliaceen und Roxburghiaceen sprechen folgende Übereinstimmungen:

(a) Die bei manchen Stemona-Arten und allen Trilliaceen wirtelige Blattstellung.

(b) Die von den übrigen Liliifloren abweichenden Zahlenverhältnisse in der Blütenhülle.

(c) Das Vorkommen von freien, grünen Tepalen (z. B. bei Stemona javanica, Paris und im äußeren Perigon-

kreis der meisten Trillium-Arten).

(d) Die lang ausgezogene Konnektivspitze von Stemona und Paris (bei Croomia und Trillium govanianum ist sie nur angedeutet. Sonst gibt es unter den Liliifloren nur noch bei den zwitterblütigen Dioscoreales und den Taccaceen weit über die Theken hinaus verlängerte Konnektivspitzen).

(e) Das Fehlen von Septalnektarien.

(f) Das aus Raphe und Hilum entstehende Eläosom an den Samen von Croomia, Scoliopus und Trillium.

(g) Die Kreuzschichtung des mehr als zwei Zellen dicken Ä.I.

(h) Die farblose Außen- und die kräftig rotbraun gefärbte Innenepidermis im Ä.I. von Croomia, Paris, Scoliopus und Trillium.

(i) Das eigentümliche, auch in den Stärke-führenden Zellen reichlich Lipoid-haltige Endosperm sowie die bei Croomia und den Parideen gleich gestalteten und gleich großen Stärkekörner.

In einigen Merkmalen dagegen haben sich die Trilliaceen ganz abweichend von den Roxburghiaceen weiterentwickelt. Das bekundet sich schon in der Anordnung der Leitbündel in der Sproßachse. Die Bündel sind bei den Parideen stets in mehreren, deutlich auseinandergerückten Kreisen angeordnet; die stärksten, inneren Bündel stehen dabei weit im Mark.

Mit den Roxburghiaceen stimmen die Trilliaceen durch die deutliche Streckung der Maschen des Adernetzes in den Laubblättern überein, aber die Streckungsrichtung ist in beiden Gruppen gerade entgegengesetzt: Bei den Roxburghiaceen steht sie senkrecht zum Medianus, bei den Trilliaceen, vor allem bei Medeola und Paris, parallel dazu. Nur Trillium mit seinen auffallend breiten Blattspreiten führt großenteils schräg nach außen gerichtete Maschen, deren Längsachse mit der Mittelrippe einen spitzen Winkel einschließt. Die dem Medianus benachbarten Maschen sind allerdings auch in dieser Gattung parallel dazu gestreckt. Die Längsstreckung des Adernetzes schafft eine Voraussetzung für die Entstehung der bekannten Paralleladerung der Monokotyledonen-Blätter. Sie zieht nämlich eine Förderung der in Längsrichtung verschobenen sekundären und tertiären Adern nach sich, was

schließlich zu einer Angleichung dieser Seitenadern an die Längsadern und einem immer stärkeren Schwinden der Queranastomosen führt. S c o l i o p u s ist in diesem Merkmal weiter fortgeschritten als die übrigen Trilliaceen. Seine Laubblätter sind deutlich paralleladerig, freilich heben sich die neu entstandenen Längsadern noch merklich von den kräftigeren, ursprünglichen ab. In diesem Merkmal nehmen die Trilliaceen eine Mittelstellung ein zwischen den Dioscoreaceen mit ihrem an manche Dikotyledonen, besonders P o l y c a r p i c a e, erinnernden Adernetz und den durch eine stark vereinfachte, gleichgerichtete Aderung der Laubblätter gekennzeichneten höheren Liliifloren.

Die Spaltöffnungen von P a r i s und T r i l l i u m zeigen keine bestimmte Orientierung zur Längsachse des Blattes (ZWEIGELT 1912). Sie unterscheiden sich dadurch sowohl von jenen der Roxburghiaceen, die quer zum Medianus ausgerichtet sind, wie von jenen der Convallariaceen, bei denen die Längsachse der Stomata mit der des Blattes zusammenfällt.

Vor allem die amerikanischen T r i l l i u m - Arten sind durch eine scharfe Differenzierung der Blütenhülle in Kelch und Krone ausgezeichnet. Das findet sich unter den Liliifloren nur noch bei einigen C a l o c h o r t u s - Arten, aber längst nicht so ausgeprägt wie bei T r i l l i u m. Das Merkmal ist wegen der wahrscheinlichen Verwandtschaft von S c o l i o p u s mit C a l o c h o r t u s bemerkenswert.

Da den Trilliaceen Septalnektarien abgehen, bleibt die Voraussetzung für die Entwicklung eines parakarpen Fruchtknotens (S c o l i o p u s, T r i l l i u m) erhalten. Das erinnert an L a p a g e r i a, P h i l e s i a und die Taccaceen. In eine ganz andere Richtung haben sich die Convallariaceen weiterentwickelt. Diese besitzen regelmäßig Septalnektarien und zwangsläufig ein gefächertes Gynäzeum. Eine bemerkenswert nahe Verwandtschaft der Trilliaceen mit dieser Familie ist schon aus diesem Grund wenig wahrscheinlich, ganz abgesehen von der bei den Trilliaceen im Gegensatz zu den Convallariaceen, aber auch den Roxburghiaceen niemals vom Pedicellus abgegliederten oder in ein Perikladium ausgezogenen Blütenbasis.

Die Früchte der Trilliaceen sind saftige oder nicht selten bei der Reife vertrocknende und unregelmäßig aufreißende Beeren. Die Korrelation von Fruchtcharakter und Ausbildung des Ä. I. ist, ganz im Gegensatz zu den meisten Convallariaceen, bemerkenswert

gering. Wie es scheint, haben die Trilliaceen ihre Beerenfrüchte verhältnismäßig spät erworben. Das macht auch ihre Fähigkeit, zu trockenen Früchten zurückzukehren, verständlich.

Die Trilliaceen besitzen lange und schlanke Styluli, die nur selten (Scoliopus, Trillium rivale) in einen Griffel mit kurzen Ästen verwachsen. Die Streckung der Styluli ist bei den höheren Liliifloren weit verbreitet, nur fällt sie gewöhnlich mit der Verwachsung der Styluli in einen echten Griffel zusammen. Im Gegensatz dazu bleiben die Styluli der Dioscoreales meist gedrungen und bei den Roxburghiaceen fehlen sie ganz.

Zu den abgeleiteten Merkmalen der Trilliaceen gehört die Bildungsweise des Embryosacks (Paris und Trillium nach dem Scilla-Typus, Medeola nach dem Fritillaria-Typus). Das ist eines der wichtigsten, Paris und Trillium mit den Convallariaceen verbindenden Merkmale. Vereinzelt gibt es allerdings auch bei den Polygonateen den Normaltypus, andrerseits findet sich der Scilla-Typus bei Allium, manchen Amaryllidaceen und vielen Scilleen. Demnach scheint dieses Merkmal wiederholt entstanden zu sein. Auf verwandtschaftliche Beziehungen der Trilliaceen zu den "Asparagoideen" deutet ferner das Vorkommen von Azetidin-2-carbonsäure in den Laubblättern der Trilliaceen hin (FOWDEN und STEWARD 1957).

Von den Roxburghiaceen unterscheiden sich die Trilliaceen weiterhin durch die getüpfelten Zellwände des Endosperms. Sie leiten auch in diesem Merkmal zu den asparagoiden Liliifloren über. Allerdings tritt im Zug der Stärkespeicherung die Bildung von Reservezellulose mehr oder weniger stark zurück. Mitunter erscheinen die Endospermzellen nahezu unverdickt und ungetüpfelt. Sofern die Tüpfelung gut entwickelt ist, erinnert sie an die der Convallariaceen und Philesiaceen, aber auch bei den "Lilioideen" und Veratreen sind derartige Tüpfel gang und gäbe. Die letztgenannte Tribus steht außerdem durch die meist längs gestreckten äußeren Epidermiszellen, die Tendenz zur Stärkebildung im Endosperm und die meistens geringe Speicherung von Reservezellulose den Trilliaceen nahe. Unter den beerenfrüchtigen, asparagoiden Liliifloren stimmt nur Streptopus in einigen Samenmerkmalen mit den Trilliaceen überein.

III. Rhipogonum, Smilax und die "Luzuriagoideen".

Rhipogonum ist in Neuguinea, Ost-Australien und Neu-

seeland beheimatet und gehört zu den merkwürdigsten und in mancher Weise altertümlichsten Liliifloren.

Samenmerkmale. Die steinharten, kugeligen Samen von Rhipogonum scandens haben einen Durchmesser von 5 - 6 mm, sind gelbbraun gefärbt und rotbraun marmoriert. Das Ä.I. zerfließt bei der Reife und geht im Fruchtbrei auf; Raphe und Hilum lassen sich deshalb nicht mehr nachweisen. Äußerlich tritt nur die rundliche, dunkel rotbraune Chalazascheibe hervor. Wie viele kugelige Samen neigen auch die von Rhipogonum etwas zu Kampylotropie. Die Mikropyle liegt nicht der Chalaza gegenüber, sondern ist um rund 60° verschoben. Das farblose Ä.I. bleibt, wie stets, wenn es sich später auflöst, in einem frühen Entwicklungsstadium stehen und zeigt keine bemerkenswerte Differenzierung. Im Gegensatz zum Ä.I. ist das I.I. gut ausgebildet (Abb. 5). Es behält regelmäßig seinen zellulären Aufbau bei. Seine Zellschichten sind gleich oder doch recht ähnlich gestaltet, nur ist die äußere stellenweise ein wenig abgeflacht. Die Wände erscheinen durch einen zart violettgrauen Belag verdickt, die Lumina bis auf einige, den Wänden anliegende, schmutzig grünlichgelbe Plasmareste, leer. Ein auffallendes Merkmal der Gattung ist die mächtige Zwischen- und Innencuticula. Die Dicke jeder von beiden beträgt rund 10 μ oder liegt gelegentlich noch darüber.

Die Samen von Rhipogonum verdanken ihre Härte dem Endosperm (Abb. 7). Dessen periphere Schicht besteht ganz aus isodiametrischen Zellen; die darunter liegenden sind, wenigstens im Gebiet des größten Samen-Durchmessers, radial gestreckt, nur gegen die Mitte zu nehmen die isodiametrischen wieder überhand. Die Endospermzellen sind durchwegs dickwandig und bis auf die peripheren Zellschichten getüpfelt. Die Tüpfel sind quer elliptisch oder selbst schlitzförmig und stehen, wenigstens in den Radialwänden der gestreckten Zellen, leiterförmig übereinander. Gewöhnlich tragen die Radialwände nur eine Tüpfelreihe; sind es zwei, dann sind die Tüpfel gegeneinander versetzt. Den äußeren Endospermschichten fehlen eigentliche Tüpfel, doch werden die Zellwände, vor allem die periklinen (die Außenwand der äußeren Zellschicht ausgenommen) von den Kanten gegen die Mitte zu gleichmäßig dünner. Ähnliches findet sich auch im ungetüpfelten Endosperm von Tamus und Trichopus. Die schon äußerlich erkennbaren rotbraunen Flecken beruhen auf Einlagerung eines rotbraunen Farbstoffs in die Zellwände der äußeren Endospermschicht. Wahrscheinlich erzeugt das Endosperm den Phlobaphen-artigen

Stoff nicht selbst, er dürfte vielmehr ein Produkt des degenerierenden Nuzellus sein.

Das Nährgewebe speichert außer reichlich Reservezellulose Stärke, zumal in den mittleren Partien. Lipoide treten dagegen fast ganz zurück, sogar in der Peripherie. Die Stärke liegt in relativ großen, einfachen, meist kugeligen Körnern vor; der Durchmesser der kleineren, kugeligen Körner beträgt 8 - 12 μ, daneben finden sich in geringer Zahl ellipsoidische und halbeiförmige Stärkekörner, die eine Länge und Breite von 20 mal 12 μ erreichen. Eine Aleuronschicht ließ sich nicht feststellen. Stellenweise führt sogar die periphere Endospermschicht Stärke. Rhipogonum verrät in seinem Endosperm eine wenigstens bei den Liliifloren einmalige Heterobathmie [1] der Merkmale. Deutlich abgeleitet sind die Größe der Stärkekörner und die Armut an fetten Ölen, während die fehlende Differenzierung des Endosperms in eine Aleuronschicht und einen stärkereichen Teil, wie auch das unregelmäßige Vorkommen von Stärke in der bei den meisten, im Endosperm Stärke-führenden Liliifloren davon freien äußeren Endospermschicht eine niedere Entwicklungsstufe kennzeichnen. Auch die durch Reservezellulose stark verdickten Zellwände sind bei einem stärkereichen Endosperm ungewöhnlich, doch läßt sich diese Merkmalsverbindung mit der Übertragung der ursprünglich dem Ä.I. zufallenden Funktion des mechanischen Schutzes auf das Endosperm erklären.

Der plumpe, walzenförmige Embryo ist nur wenig gegliedert und nimmt ungefähr ein Drittel des Endosperm-Durchmessers ein.

Verwandtschaftsverhältnisse. Von den Samenmerkmalen legen die ungewöhnlich dicken Cuticulae sowie das schlitz- und selbst leiterförmig getüpfelte, innere Endosperm den Vergleich mit den Dioscoreales nahe, bei denen diese Merkmale auch vorkommen, wenngleich nicht in dieser Zusammenstellung.

Häufiger noch als bei den Dioscoreales sind die Laubblätter von Rhipogonum einander paarweise genähert und die Blütenstände erinnern stark sowohl an die der Dikotyledonen wie an die von Dioscorea. Ähnlich vielen Dioscorea-Arten

---

[1] TACHTADSCHAN (1959) Seite 13.

sind auch bei Rhipogonum die Teilblütenstände, zumal in ihren letzten Auszweigungen, oft dichasial gebaut. Das gilt zumal für die bei Rhipogonum vorkommenden endständigen Infloreszenzen, die dadurch eine für einkeimblätterige Pflanzen höchst ungewöhnliche Tracht annehmen. Auch die bei Dioscorea häufige Reduktion der Teilblütenstände zu Scheintrauben oder Scheinähren wiederholt sich bei Rhipogonum. Eine etwas weitere Verbreitung unter den Liliifloren haben die ausgeprägt netzaderigen Laubblätter und die gedrungenen Styluli; diese sind bei Rhipogonum fast der Länge nach in einem plumpen, kurz säulenförmigen Griffel verwachsen. Hierin wie in dem zerfließenden, Phlobaphen-freien Ä.I. und dem stärkereichen Endosperm ist Rhipogonum den Dioscoreales gegenüber weiter fortgeschritten. Zu den konservativen Merkmalen von Rhipogonum gehören die Zwitterblüten mit den die Nektarien tragenden Tepalen (DELPINO 1903) und dem freien Fruchtknoten, die unisulcaten Pollen und vor allem der meist strauchige, wenig differenzierte Vegetationskörper, dessen unterirdische Sproßabschnitte außer durch das Fehlen von Laubblättern nicht wesentlich von den oberirdischen Teilen abweichen sowie die für eine Kletterpflanze, die Rhipogonum sein soll, bemerkenswerte Unfähigkeit zu winden bei gleichzeitigem Fehlen von Ranken. Außer mit den Dioscoreales ist diese Gattung mit den Philesiaceen und Luzuriagaceen sowie mit Smilax verwandt.

Smilax. Untersucht wurden die Samen einiger Smilax-Arten. Von Heterosmilax und Pseudosmilax war mir kein Material zugänglich.

Samenmerkmale. Wie viele beerenfrüchtige Liliifloren besitzt auch Smilax ungemein harte, kugelige oder rundlich eiförmige Samen mit einem bei der Reife zerfließenden Ä.I. Die Samen, deren Durchmesser rund 4 mm beträgt, sollen aus unvollständig anatropen oder atropen Samenanlagen hervorgehen; das läßt sich an den reifen Samen nicht mehr nachprüfen. Die Chalaza hebt sich von der sonst glänzenden Samenschale als kreisrunde, matt schwarzbraune Scheibe ab, die Mikropyle ist schon von außen als kleine Vertiefung sichtbar und steht der Chalaza mehr oder weniger genau gegenüber. Eine Neigung zu Kampylotropie besteht demnach nicht. Das Ä.I. bietet ebensowenig Bemerkenswertes wie bei Rhipogonum. Bei der Reife trennt es sich vom I.I., das allein die glatte und glänzende Samenschale bildet.

Das I. I. kollabiert vollständig und erzeugt eine fast strukturlose, mäßig dünne, durch Phlobaphene leuchtend orange- oder rotbraun gefärbte Schicht degenerierter Zellen ohne leer erscheinende Lumina, die von einer gut entwickelten Zwischen- und Innencuticula eingeschlossen wird.

Das sehr harte Endosperm besteht im Gebiet des größten Durchmessers überwiegend aus radial gestreckten Zellen, nur die 2 oder 3 äußeren Zellschichten sind manchmal ganz aus isodiametrischen Zellen zusammengesetzt; häufig ergreift die Radialstreckung aber sogar die peripheren Endospermschichten. Dieses Merkmal scheint sich zur Kennzeichnung von Artengruppen zu eignen. Längsschnitte durch den Samen zeigen, daß die Streckung der Endospermzellen nicht, wie es die subperipheren Schichten vermuten lassen, strahlig vom Mittelpunkt des Samens ausgeht, sondern die radiale Streckung der peripheren und subperipheren Zellen interferiert weiter innen mit einer stark ausgeprägten Längsstreckung, woraus sich eine springbrunnenförmige Anordnung der Zellreihen ergibt; dieser "Springbrunnen" steht auf der Chalaza senkrecht und fächert sich gegen die Mikropyle zu auf.

Die Wände der Endospermzellen sind kräftig verdickt. Die äußeren Zellschichten sind ungetüpfelt oder es tragen nur die periklinen Wände jeweils einen breiten Tüpfel; weiter innen führen auch die Radialwände ohne Ausnahme rundlich elliptische oder kreisrunde, häufig ein wenig behöfte Tüpfel, deren Durchmesser gewöhnlich zwischen 8 und 16 μ liegt. Wegen ihrer beträchtlichen Größe finden auf den antiklinen Wänden der gestreckten Endospermzellen nur eine oder höchstens zwei Tüpfelzeilen Platz. An Speicherstoffen führt das Endosperm außer Reservezellulose reichlich Aleuron und fette Öle. Stärke fehlt in reifen Samen vollständig.

Der kleine, länglich eiförmige Embryo nimmt ein Fünftel oder ein Sechstel des Samen-Durchmessers ein.

V e r w a n d t s c h a f t s v e r h ä l t n i s s e. Nächst *Dioscorea* gehört *Smilax* zu den artenreichsten Gattungen der ursprünglichen, d. h., den Dikotyledonen nahestehenden Liliifloren, unter denen sie durch mehrere abgeleitete Merkmale auffällt. Dazu gehören die folgenden:

(a) Die zerstreute Anordnung der Leitbündel in den Sproßachsen.

(b) Die Emergenzen an Achse und Laubblättern, die meist als Stacheln ausgebildet, am Grund der Blattstiele jedoch in Ranken umgewandelt sind (VELENOVSKY 1907).

(c) Die zweihäusigen Blüten sowie die Tendenz, die Samenanlagen in jedem Fruchtfach auf eine zu reduzieren.

(d) Die nonaperturaten, spinulösen Pollen.

(e) Die unvollständig anatropen oder atropen Samenanlagen.

(f) Die Beerenfrüchte und die Korrelation von Fruchtcharakter und Ausbildung des Ä. I.

(g) Das stark modifizierte I. I.

(h) Die im Gegensatz zu Rhipogonum und den Dioscoreales stärker fortgeschrittene Tüpfelung der Endospermzellen.

Diese Zusammenstellung der abgeleiteten Merkmale von Smilax verdeutlicht zugleich die wesentlichsten Unterschiede zwischen diesem Genus und Rhipogonum. Gemeinsam haben sie die Beerenfrüchte, das zerfließende Ä. I. und wahrscheinlich auch die Anordnung der Achsenbündel. Im übrigen weichen sie so stark voneinander ab, daß sie sich kaum in einer Familie unterbringen lassen. Vielmehr halte ich es für notwendig, die Smilacaceen auf die drei Gattungen Smilax, Pseudosmilax und Heterosmilax zu beschränken. Trotz ihrer in mancher Hinsicht beachtlichen Entwicklungshöhe gehören diese, wie die folgenden Merkmale beweisen, mit Recht zu den älteren oder dioscoreoiden Liliifloren.

(a) Der Vegetationskörper ist noch recht ursprünglich; besonders differenzierte, unterirdische Dauerorgane fehlen.

(b) An Stelle des bei den übrigen Liliifloren, sowohl den Dioscoreales und Stemona, als auch den meisten höher entwickelten Gruppen verbreiteten, geschlossenen Sklerenchymrings führt die Achse von Smilax getrennte, in einem Kreis angeordnete Bastschienen, die nach ZWEIGELT (1912) wahrscheinlich kambialen Ursprungs sind.

(c) Es kommen paarige Nebenblätter vor (GLÜCK 1901).

(d) Die Blattspreite ist bogig-brochidodrom geadert.

(e) Die Spaltöffnungen sind wie bei den meisten Dikotyledonen nicht in einer Richtung orientiert (bei den stärker abgeleiteten Liliifloren ist die Längsachse der Stomata gewöhnlich parallel zu der der Blätter ausgerichtet (ZWEIGELT 1912)).

(f) Die Blüten sind nicht vom Pedicellus abgegliedert.

(g) Der Nektar wird am Grund der Tepalen sezerniert.

(h) Die Styluli sind kurz und frei.

(i) Das Endosperm speichert Reservezellulose, Aleuron und Lipoide, aber keine Stärke; der Embryo ist verhältnismäßig klein.

Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zwischen Smilax, Lapageria, Petermannia und Rhipogonum, aber sehr eng ist der Zusammenhang zwischen diesen Gattungen nicht.

Die "Luzuriagoideen". Nur wenige Liliifloren-Gruppen weisen in ihren Samenmerkmalen ähnlich einschneidende Unterschiede auf wie die "Luzuriagoideen", von denen ich Samen aus den Gattungen Behnia, Eustrephus, Geitonoplesium, Lapageria und Luzuriaga untersuchen konnte.

Samenmerkmale. Allen Gattungen ist die kugelige oder rundlich eiförmige Gestalt der Samen gemeinsam, die nur durch eine angedeutete Abflachung der Raphenseite manchmal ein wenig abgewandelt wird. Die Länge der Samen schwankt zwischen 3,5 und 5 mm, der Durchmesser liegt bei 3,5 mm. Nur Behnia macht mit wesentlich größeren Samen eine Ausnahme. Diese erreichen eine Länge von 8 mm und einen Durchmesser von 5,5 mm. Der anatrope Bauplan der Samenanlagen bleibt bei Behnia, Lapageria und Luzuriaga im reifen Samen erhalten; die Längsachse der Samen ist hier fast gerade oder höchstens mäßig, kaum über 45°, gebogen. Ähnlich verhält sich Geitonoplesium, nur erreicht hier die Krümmung der Samenachse gelegentlich einen Winkel von 60°. Dadurch leitet es zu Eustrephus mit halb kampylotropen Samen über (Abb. 15).

Für die Ausbildung des Ä.I., das wie bei den meisten ursprünglichen Liliifloren mehrschichtig ist, gibt es drei Möglichkeiten:

(1.) Bei Lapageria und Luzuriaga zerfließt es mit der Reife. Diese Gattungen stimmen hierin mit Rhipogonum und Smilax überein. Die Ablösung des Ä.I. von der Zwischencuticula ist allerdings nicht so vollkommen wie bei Smilax. Vielmehr bleiben gewöhnlich Reste der inneren Zellschicht des Ä.I. am Samen haften, der dadurch im Gegensatz zu Smilax matt und glanzlos erscheint. Das Ä.I. ist farblos und wenig differenziert. Die am Samen hängenden Gewebsreste führen Ölplasma und bei Luzuriaga radicans außerdem einzelne Stärkekörner. Stärke ist aber bei den Liliifloren im Ä.I. der heranwachsenden Samenanlagen weit verbreitet und fehlt nur einigen abgeleiteten Gruppen. Das macht es wahrscheinlich, daß die untersuchten Samen von Luzuriaga radicans nicht ganz ausgereift waren. Die reifen Samen von Lapageria und Luzuriaga sind im Gegensatz zu denen der übrigen "Luzuriagoideen" blaß gelblich bis fast farblos.

(2.) An den Samen von Behnia bleibt das Ä.I. bei der Reife erhalten. Es ist übergangslos in die kräftig braun gefärbte äußere Epidermis und das fast farblose, darunter liegende Gewebe differenziert. Die Zellen der äußeren Epidermis sind vollständig kollabiert und enthalten einen plattenförmig zusammengedrückten, rotbraunen Plasmarest, der die mattbraune Farbe der Samenschale bedingt. Leere Lumina finden sich in der äußeren Epidermis nicht; solche kennzeichnen vielmehr das nicht oder kaum kollabierende, übrige Gewebe des Ä.I., dessen ziemlich dünnwandige Zellen bis auf einen schmalen, blaß gelbbraunen Plasmabelag, der die Wände auskleidet, mit Luft oder Wasser gefüllt sind.

(3.) Bei Eustrephus und Geitonoplesium ist das Ä.I. gleichfalls scharf in die äußere Epidermis und das restliche Gewebe geschieden. Die wesentliche Neuerung im Bau der Samenschale dieser Gattungen ist das Phytomelan, das an die Stelle der bei den ursprünglichen Liliifloren verbreiteten, rotbraunen Phlobaphene tritt und sich vor allem in der äußeren Epidermis ausgiebig bildet und die Härte und Sprödigkeit der damit imprägnierten Samenschalen verursacht. Das Phytomelan füllt nicht bloß das ganze Lumen dieser Zellen aus, es wird häufig auch in die Wände eingelagert und verdeckt wegen seiner Dichte die zelluläre Gliederung der äußeren Epidermis. Die Samen erscheinen dadurch tief schwarz, bei Eustrephus sind sie matt, bei Geitonoplesium glänzend. Die Dicke der schwarzkrustigen äußeren Epidermis beträgt bei Eustrephus 6 - 10 μ, bei Geitonoplesium 70 bis über 100 μ. Die übrigen Schichten des Ä.I. sind

gut erhalten oder teilweise zusammengedrückt; sie führen scheinbar leere Lumina und ihre Wände sind bei Eustrephus durch kräftige, gelb- bis rotbraune, bei Geitonoplesium durch dünnere, dunkelbraune Auflagerungen gefärbt.

In der Aufsicht sind die äußeren Epidermiszellen, soweit sie am reifen Samen erhalten sind, ungefähr so lang wie breit. Bei Eustrephus und Geitonoplesium stoßen sie mit geraden Radialwänden aneinander und erscheinen mehr oder weniger hexagonal; die von Behnia sind dagegen mit buchtig gewellten Radialwänden verzahnt.

Das I.I. ist farblos oder seltener gelblich gefärbt. Sein Schicksal bei der Samenreife, wie auch die Ausbildung der Cuticulae, hängt weithin vom Verhalten des Ä.I. ab. Seine kräftigste Entwicklung unter den "Luzuriagoideen" erfährt das I.I. bei Lapageria. Es besteht hier aus abgeflachten, nicht kollabierenden, mäßig dickwandigen Zellen mit bis auf spärliche Plasmareste leeren Lumina. Außen und innen wird es von einer starken Zwischen- und Innencuticula eingeschlossen, deren jede eine Dicke von 8 - 10 µ erreicht. Die übrigen Gattungen verfügen demgegenüber über bescheidene Cuticulae von, wenn es hoch kommt, 2 - 3 µ Dicke, und zumal bei den schwarzsamigen Gattungen liegen die Maße noch erheblich darunter.

Außer Lapageria behält auch Behnia die zelluläre Gliederung ihres I.I. bei; die Zellen erscheinen vollständig leer und kollabieren trotz ihrer sehr dünnen Wände nicht. Das I.I. von Eustrephus und Luzuriaga ist schon stärker zusammengedrückt, doch bleibt seine Zellstruktur wenigstens stellenweise erhalten, im Gegensatz zu Geitonoplesium, dessen I.I. zu einem farblosen, homogen erscheinenden und keine Strukturen bietenden Häutchen von kaum 2 µ Dicke degeneriert.

Das Endosperm der "Luzuriagoideen" führt reichlich Aleuron und fette Öle und bis auf Geitonoplesium auch Reservezellulose, aber in keinem Fall Stärke. Es besteht bei Geitonoplesium in der Regel aus isodiametrischen Zellen mit dünnen Wänden ohne Andeutung von Tüpfeln, bei den übrigen Gattungen sind die Endospermzellen wenigstens zum Teil stark radial gestreckt und die kräftig verdickten Wände tragen scharf begrenzte und häufig sogar etwas behöfte Tüpfel. Die Radialstreckung der Zellen ist bei Eustrephus am stärksten; sie ergreift hier auch die periphere Zellschicht des Endosperms, die bei Behnia, Lapa-

geria und Luzuriaga teilweise oder überwiegend aus isodiametrischen Zellen besteht.

Die Tüpfelung erinnert stark an die von Smilax beschriebenen Verhältnisse, freilich mit dem Unterschied, daß sie bei den

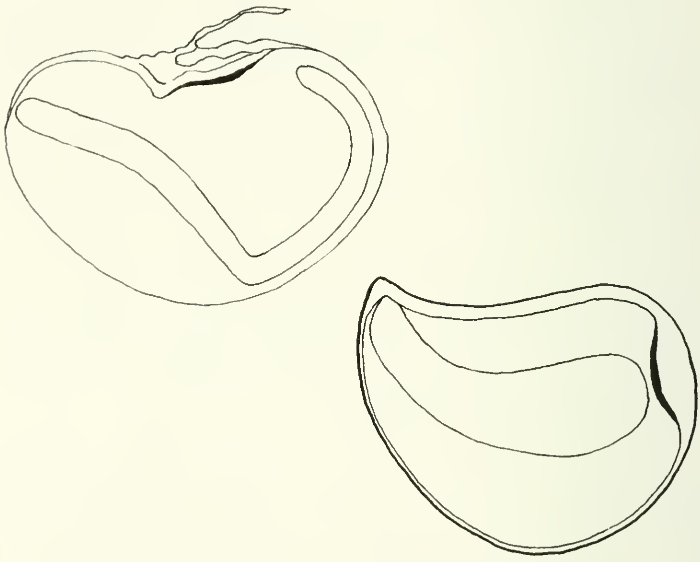


Abb. 15: Längsschnitte durch die Samen von Eustrephus latifolius (links) und Geitonoplesium cymosum (rechts). 12 mal vergrößert.

"Luzuriagoideen" auf die antiklinen Wände der peripheren Endospermschicht übergreift, die bei den primitiveren Liliifloren ungetüpfelt bleiben. Die Endospermtüpfel von Behnia, Lapageria und Luzuriaga sind vorwiegend kreisrund mit einem Durchmesser von 4 - 10 μ, daneben finden sich bei den zwei zuerst genannten Gattungen auch reichlich größere, quer elliptische Tüpfel, die eine Länge und Breite von 8 mal 12 μ erreichen. Eustrephus erinnert durch seine fast ausschließlich kreisrunden Tüpfel an Luguriaga, aber im Gegensatz dazu beträgt der

Durchmesser seiner Tüpfel nur 3 - 4 µ. Er nähert sich auch in diesem Merkmal den asparagoiden Liliifloren. Wie bei Smilax stehen die Tüpfel auf den antiklinen Wänden der gestreckten Endospermzellen in ein bis zwei radialen Reihen, selten ist eine dritte Reihe angedeutet.

Der Embryo ist durchwegs gut entwickelt und nimmt wenigstens die halbe Länge des Endosperms ein. Er ist gewöhnlich gedrungen walzlich oder keulenförmig, nur der von Eustrephus ist schlank und lang gestreckt (Abb. 15). Die verhältnismäßig kurzen Embryonen von Behnia, Lapageria und Luzuriaga, die ungefähr die Hälfte bis knapp 4/5 der Samenlänge einnehmen, sind gerade oder nur ganz geringfügig gekrümmt, jene von Geitonoplesium, die 3/4 bis fast die ganze Längsachse des Endosperms ausfüllen, sind gewöhnlich etwas stärker gebogen und die noch längeren von Eustephus sind hakig gekrümmt und fast eingerollt. Hier bekundet sich ein Zusammenhang zwischen der Verlängerung der Embryonen und der Krümmung der Samenachse.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die engen Beziehungen der "Luzuriagoideen" zu den dioscoreoiden Liliifloren verraten sich in der strauchigen, meist windenden oder kriechenden Wuchsform, den ausgeprägt netzaderigen Laubblättern von Behnia, Lapageria, Luzuriaga und Philesia, sowie den Nektarien am Grund der Tepalen. Mit Smilax teilen sie darüber hinaus die stets schraubige, niemals opponierte Blattstellung, die zerstreute Anordnungen der Leitbündel in der Sproßachse, die Beerenfrüchte und das zerfließende Ä.I., und Lapageria und Philesia stimmen außerdem durch ihre nicht vom Stiel abgegliederten Blüten und vor allem ihren nonaperturaten, spinulösen Pollen mit Smilax überein.

Ein konservatives Merkmal der ganzen "Luzuriagoideen" einschließlich Petermannia sind die vielsamigen Früchte. Bei Rhipogonum ist dagegen die Zahl der Samenanlagen in den Fruchtknoten-Fächern auf zwei und bei Smilax meist auf eine verringert.

Daneben finden sich bei manchen "Luzuriagoideen", besonders bei Eustrephus und Geitonoplesium, Neuerungen, die den älteren Liliifloren entweder ganz abgehen oder, wie die vom Pedicellus abgegliederten Blüten, bei ihnen nur in ganz beschränkten Formenkreisen vorkommen. Im einzelnen handelt es sich um folgende Progressionen:

(a) Spindelförmige Wurzelknollen bei Eustrephus.

(b) Parallel geaderte Laubblätter bei Eustrephus und Geitonoplesium.

(c) Die vom Stiel abgegliederten und mitunter in ein Perikladium verlängerten Blüten von Behnia, Eustrephus, Geitonoplesium und den meisten Luzuriaga-Arten.

(d) Die trichotom-sulcaten Pollen von Geitonoplesium.

(e) Die in einen schlanken Griffel verwachsenen Styluli.

(f) Die Krümmung der Samenachse, vor allem bei Eustrephus.

(g) Der Ersatz der Phlobaphene durch Phytomelan in der Samenschale von Eustrephus und Geitonoplesium.

(h) Das stark zum Kollabieren neigende I. I., besonders bei Geitonoplesium.

(i) Die mit Vorliebe kreisrunden Endospermtüpfel, das Übergreifen der Tüpfelung auf die antiklinen Zellwände der peripheren Endospermschicht und die Verringerung des Durchmessers der Tüpfel bei Eustrephus.

(k) Der wohlentwickelte, nicht selten die ganze Länge des Endosperms einnehmende und dieses gelegentlich an Länge noch übertreffende Embryo.

Unter den "Luzuriagoideen" sind diese abgeleiteten Merkmale zu einem guten Teil auf Eustrephus und Geitonoplesium als den am höchsten stehenden Gattungen beschränkt; sie haben darüber hinaus unter den Liliifloren eine viel weitere Verbreitung, jedoch nur in dem einen, allerdings besonders vielgestaltigen Bündel von Entwicklungslinien, das hier als die asparagoiden Liliifloren bezeichnet wird. Fügt man den obenstehenden Merkmalen die zunehmend schärfere Abgrenzung des Blütenstandes vom Vegetationskörper, die Stauchung der vegetativen Sproßachse, die sich gelegentlich durch apicale Poren öffnenden Antheren, die Verlagerung der Nektarien in den Septen des Fruchtknotens und den häufig nach dem Scilla-Typus gebildeten Embryosack hinzu, dann sind die asparagoiden Liliifloren im wesentlichen gekennzeichnet. Unter diesen stehen Asparagus, die Polygonateen und Ruscaceen den "Luzuriagoideen" am nächsten.

Familiengliederung. Obwohl die "Luzuriagoideen" nur durch wenige gemeinsame Merkmale gekennzeichnet sind, unter denen die Wuchsform, die Tepalnektarien, der Griffel und die Beerenfrüchte an erster Stelle zu nennen sind, besteht an den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen ihnen kein Zweifel. Allerdings ist die Zäsur zwischen ihnen und den benachbarten Familien, vor allem den Smilacaceen auf der einen und den Asparagaceen, Convallariaceen und Ruscaceen auf der anderen Seite kaum tiefer als jene zwischen den drei Gattungsgruppen, in die die "Luzuriagoideen" zerfallen.

1. Die Philesiaceen. Sie werden hier auf die beiden Gattungen Lapageria und Philesia beschränkt. Ihre Laubblätter sind grobmaschig geadert, die ansehnlichen, choritepalen Blüten nicht vom Pedicellus abgegliedert, der Fruchtknoten ist parakarp und die reifen Samen (mir nur von Lapageria bekannt) sind wegen dem sich bei der Reife auflösenden Ä.I. farblos; Zwischen- und Innencuticula sind kräftig verdickt. Die Auflockerung des mechanischen Rings in der Sproßachse (SCHLITTLER 1949) und die nonaperturaten, spinulösen Pollen sprechen für Beziehungen zu Smilax.

2. Die Luzuriagaceen - Luzuriageen. Hierher gehören Behnia und Luzuriaga. Die Laubblätter sind auch hier brochidodrom geadert, die von Luzuriaga ganz wie bei den Philesiaceen, während die von Behnia durch die meist unverzweigten, parallelen Sekundäradern, die mit den Längsadern einen mehr oder weniger rechten Winkel einschließen, an die der Roxburghiaceen erinnern. Die Blüten sind kleiner als bei den Philesiaceen, meist von Pedicellus abgegliedert und manchmal in ein Perikladium verlängert. Bei Luzuriaga sind die Tepalen wenigstens über dem Perikladium frei, bei Behnia sind sie darüber hinaus verwachsen. Die Pollen sind unisulcat und ohne Spinulae und der Fruchtknoten ist dreifächerig. Bei Behnia bleibt das Ä.I. am reifen Samen erhalten; seine äußere Epidermis kollabiert und färbt sich kräftig braun; ihre Zellen sind buchtig verzahnt. Das Ä.I. von Luzuriaga zerfließt bei der Reife und die Samen dieser Gattung sind blaß. Die Cuticulae der Luzuriageen sind viel schwächer als die der Philesiaceen entwickelt. Diese Gruppe steht den Ruscaceen und Convallariaceen besonders nahe.

3. Als Luzuriagaceen - Geitonoplesieen trenne ich Eustrephus und Geitonoplesium von der

vorangehenden Tribus ab. Sie sind gekennzeichnet durch parallel-aderige Laubblätter, ähnlich den Luzuriagaceen mäßig kleine, stets vom Pedicellus abgegliederte und bei Eustrephus in ein Perikladium verlängerte Blüten, über dem Perikladium freie Tepalen, unisulcaten (Eustrephus) oder trichotom-sulcaten (Geitonoplesium) Pollen ohne Spinulae, dreifächerigen Fruchtknoten und ein bei der Fruchtreife erhalten bleibendes Ä. I., dessen äußere Epidermis eine spröde, schwarze Kruste bildet und deren Zellen mit geraden Radialwänden aneinander grenzen. Im Gegensatz zu den Philesiaceen und Luzuriageen mit geraden oder nur schwach gekrümmten Samenachsen und geraden, nur die Hälfte bis knapp 4/5 der Samenlänge einnehmenden Embryonen neigen die Samen dieser Familie, vor allem jene von Eustrephus, zu einer stärkeren Achsenkrümmung, an der auch der sich streckende Embryo teilnimmt. Außer mit den Luzuriageen ist diese Tribus mit Asparagus und vielleicht auch mit den Dianellaceen verwandt.

4. Zu den "Luzuriagoideen" gehört nach SCHLITTLER (1949) die Gattung Petermannia, von der mir keine Samen zugänglich waren. Die bronchidodrome Aderung der Laubblätter, der von parenchymatischen Zellen und Zellzügen durchbrochene mechanischen Ring und die nicht vom Stiel abgegliederten Blüten bringen die Gattung in die Nähe der Smilacaceen und Philesiaceen. Mit den erstgenannten stimmt Petermannia ferner in der Bestachelung der unteren Stengelteile und der verwachsenblätterigen Blütenhülle (nicht bei Smilax, jedoch bei Heterosmilax und Pseudosmilax), mit der anderen Familie in ihrem parakarpen Gynäzeum überein. Von beiden unterscheidet sie sich durch die übergipfelten, blattgegenständigen und zum Teil in Ranken umgewandelten Infloreszenzen, die Epigynie, die nach Art der Ruscaceen extrorsen Antheren und die unisulcaten Pollen. Das alles spricht für die Zugehörigkeit von Petermannia zu der zwischen den dioscoreoiden und asparagoiden Liliifloren vermittelnden Familiengruppe, die Rhipogonum, Smilax und die "Luzuriagoideen" umfaßt und die enge Beziehungen zu Ruscus und den Convallariaceen zeigt. In diesem Formenkreis kommt Petermannia der Rang einer Familie zu.

B. Die asparagoiden Liliifloren.

IV. Die Herreriaceen.

Eine scharfe Grenze zwischen den altertümlichen, diosco-

reoiden und den daraus hervorgegangenen, asparagoiden Liliifloren gibt es nicht. Vielmehr stellt die letztgenannte Gruppe ein Bündel von Entwicklungslinien dar, das sich, zunächst noch ganz im Rahmen der dioscoreoiden Liliifloren unter allmählicher Anhäufung abgeleiteter Merkmale und gleichzeitigem Verlust seiner Plastizität zu konstituieren beginnt und unversehens darüber hinaus wächst. Eine von diesen Linien, die bereits die wichtigsten Merkmale der asparagoiden Liliifloren antizipiert und sich nicht mehr so recht in die dioscoreoiden einfügt, sind die Geitonoplesieen.

Um eine ähnliche, jedoch stärker isolierte Übergangsfamilie handelt es sich bei den Herreriaceen. Aus diesem nur mangelhaft bekannten, in Südamerika (Herreria) und Madagaskar (Herreriopsis) heimischen Formenkreis hatte ich nur die halbreifen Samen einer einzigen Art zu untersuchen Gelegenheit.

Die Samen von Herreria sind stark scheibenförmig abgeflacht und fast ringsum schmal geflügelt. Aus der äußeren Epidermis des Ä.I. geht eine dünne Phytomelan-Kruste hervor, deren Dicke am untersuchten Beispiel 8 μ betrug. Von außen gesehen sind diese Epidermiszellen fast regelmäßig hexagonal. Endosperm und Embryo waren nicht entwickelt. Nach BENTHAM und HOOKER (1883) ist der Embryo walzlich und ein Drittel bis halb so lang wie das Endosperm.

Der Stengel von Herreria salsaparilla ist gewöhnlich bestachelt und gemahnt dadurch an Smilax und Petermannia, aber wie bei den Geitonoplesieen sind die Laubblätter dicht parallel geadert, die Blüten vom Stiel abgegliedert und die äußere Epidermis der Samenschale in eine schwarze Krustenschicht umgewandelt. Von den genannten Sippen scheint sich Herreria indessen durch ihre Septalnektarien (DELPINO 1903) zu unterscheiden. Zusammen mit der schwarzen Samenschale spricht dieses Merkmal für eine nähere Verwandtschaft mit den asparagoiden Liliifloren, unter denen die Herreriaceen jedoch wegen ihrer wandspaltigen Kapseln eine selbständige Stellung einnehmen.

V. Die "Asparagoideen" und "Ophiopogonoideen".

Die "Asparagoideen" schließen sich eng an die "Luzuriagoideen" an und sind vor allem mit den Luzuriageen und Geitonoplesieen nahe verwandt. Die Einteilung dieses Formenkreises in die beiden genannten Unterfamilien ist ja im ganzen etwas ge-

künstelt und bezeichnet eher zwei Entwicklungsstufen als Entwicklungslinien; solche gibt es einige mehr. Den einzigen halbwegs durchgreifenden Unterschied liefern die Nektarien. Diese stehen bei den "Luzuriagoideen" am Grund der Tepalen, bei den "Asparagoideen" sind sie meist in die Septen des Fruchtknotens verlagert. Diese Septalnektarien sind tatsächlich eins der bemerkenswertesten Merkmale der gesamten asparagoiden Liliifloren, aber nicht auf sie beschränkt; ohne Zweifel ist diese Neuerung an mehreren Stellen des Liliifloren-Stammbaumes aufgetreten. Darüber hinaus erscheinen bei den "Asparagoideen" einige weitere Progressionen, die den "Luzuriagoideen" noch abgehen.

Samenmerkmale. In großen Zügen wiederholen die "Asparagoideen" die Samenmerkmale der Luzuriagaceen und von Smilax. Nur Clintonia (Abb. 12), Drymophila und Streptopus haben eigentümliche Samen. Dagegen lassen sich die Samen der "Ophiopogonoideeen" nicht ohne weiteres von jenen der "Asparagoideen" unterscheiden. Zur Untersuchung gelangten Samen von 14 oder, wenn man Asparagopsis und Myrsiphyllum als selbständige Genera nimmt, von 16 Gattungen der "Asparagoideen" und von 2 der "Ophiopogonoideen".

Wie bei den meisten endozoochoren Liliifloren herrschen kugelige Samen vor. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 2,5 und 5 mm, nur Rohdea und die "Ophiopogonoideen" besitzen etwas größere mit einem Durchmesser von 6 - 8 mm bei Liriope und Ophiopogon und einem Durchmesser von rund 10 mm bei Rohdea. Bei diesen drei Gattungen finden sich neben kugeligen häufig auch eiförmig und länglich ellipsoidisch verformte Samen, und das bei ein und derselben Art.

Clintonia (Abb. 12), Drymophila und Streptopus weichen durch ihre auf der Raphenseite mehr oder weniger abgeflachten, halb eiförmigen oder länglichen, bei Streptopus amplexifolius gelegentlich auch schwach bohnenförmigen Samen von 3 - 4,5 mm Länge und einem Durchmesser von 1,2 - 3 mm ab.

Die Samen von Streptopus werden als längsrippig beschrieben, aber im Grund gilt dies nur für den Endospermkörper. Die Riefung wird durch die in Längszeilen stehenden, quergestreckten, uhrglas-förmig nach innen gewölbten Zellen der Innenschicht des Ä.I. hervorgerufen. Die äußere Epidermis wird davon

kaum berührt. Mit den gerippten Samen der Roxburghiaceen lassen sich die von Streptopus nicht vergleichen. Die beiden untersuchten Streptopus-Arten weichen durch die Zahl der Rippen voneinander ab; sie beträgt bei Str. amplexifolius 10-13, bei Str. roseus 17.

In der Regel sind die Samen der "Asparagoideen" wie auch die von Liriope und Ophiopogon anatrop, nur Asparagopsis und Asparagus haben häufig eine mehr oder weniger gekrümmte Samenachse. Neben fast anatropen Samen finden sich bei ihnen auch beinahe atrope.

Das Ä.I. besteht aus mehreren Zellschichten. Nur Clintonia und Drymophila vermindern die Zahl der Schichten auf 3 - 4 und Streptopus auf zwei. Mehrschichtig ist hier, abgesehen vom Chalaza- und Raphengebiet, nur die Mikropyle. Bei diesen drei Gattungen bleibt auch das Ä.I. am reifen Samen regelmäßig und ohne eine Phytomelan-Kruste zu bilden, erhalten. Im einzelnen bestehen beträchtliche Unterschiede zwischen diesen drei Gattungen.

Clintonia (untersuchte Art: Cl. borealis). Das Ä.I. besteht aus dünnwandigen, bis auf geringe farblose Plasmareste leere, nicht kollabierende, unverholzte Zellen. Nur die Wände der äußeren Epidermiszellen sind ein wenig stärker und im Gegensatz zu den nur schwach gefärbten bis fast farblosen Wänden der inneren Schichten gelbbraun bis rotbraun tingiert.

Drymophila (untersuchte Art: Dr. cyanocarpa). Das Ä.I. weist durchwegs ziemlich kräftige, deutlich verholzte, blaß gelbbraune bis fast farblose Zellwände auf. Besonders mächtig und auch am stärksten verholzt ist die Außenwand der äußeren Epidermis. Weder sie noch die übrigen Schichten des Ä.I. kollabieren. Die Lumina der Zellen sind meist bis auf geringfügige, farblose Plasmareste leer, aber dazwischen sind einzelne, von dicken, rotbraunen Plasmabelägen ausgekleidete oder von rotbraunen Massen ganz ausgefüllte Zellen eingestreut. Nur die Außenepidermis führt in der Regel keine Phlobaphene.

Streptopus (untersuchte Arten: Str. amplexifolius und Str. roseus). Die Zellwände des zweischichtigen, farblosen, unverholzten und völlig Phlobaphen-freien Ä.I. sind ziemlich kräftig, zumal die Außenwände der äußeren und die Innenwände der inneren Zellschicht sind merklich verdickt. Die äußere Zellschicht besteht aus mehr oder weniger kollabierten, schwach längs-

gestreckten, die innere Schicht aus stark quer gestreckten Zellen, deren geräumige Lumina erhalten bleiben und die Rippung des Endospermkörpers bedingen.

Auch an den tiefschwarzen Samen von Asparagopsis, Asparagus und Myrsiphyllum bleibt das Ä.I. erhalten. Hier erzeugt die äußere Epidermis eine spröde, 10 - 16 µ dicke Kruste; ihre Entstehung beschreiben ROBBINS und BORTHWICK (1925). Infolge der gegen die Peripherie zu dicker werdenden antiklinen Wände bleiben die schwarzen Massen, die die Lumina der Epidermiszellen ausfüllen, mehr oder minder deutlich getrennt und nehmen die Form von Kegelstümpfen (mit hexagonaler Grundfläche) an. Das übrige, von der Außenepidermis scharf abgesetzte Gewebe ist mäßig bis stark zusammengedrückt. Seine Zellwände sind gelbbraun bis rotbraun gefärbt und die Lumina verschwinden häufig ganz.

Bei allen übrigen "Asparagoideen" und wohl auch den "Ophiopogonoideen" zerfließt das ganze Ä.I. bei der Samenreife und löst sich früher oder später vom I.I. ab. Es besteht in diesem Fall aus dünnwandigen, fast farblosen, häufig isodiametrischen Zellen, die meistens lipoidhaltige Plasmareste führen. Die äußere Epidermis ist dem übrigen Gewebe im großen Ganzen gleich gestaltet. Seltener kommt es zu einer mäßigen Längsstreckung der Zellen.

Zu den Gattungen mit einem zerfließenden Ä.I. gehören wahrscheinlich auch Liriope und Reineckea. Die untersuchten, wohl nicht ganz reifen, von Herbarpflanzen abgenommenen Samen zeigen ein intaktes, reichschichtiges, vollkommen farbloses Ä.I. aus isodiametrischen oder nach innen zu etwas abgeflachten, dünnwandigen, sehr plasmaarmen Zellen. Die äußeren Epidermiszellen unterscheiden sich von den darunter liegenden durch ihre geringere Größe, bei Liriope außerdem durch die ein wenig verdickten Radial- und Außenwände. Von außen gesehen sind die äußeren Epidermiszellen der meisten "Asparagoideen" und von Liriope polygonal und ungefähr so lang wie breit. Seltener sind die antiklinen Wände leicht gewellt. Eine Ausnahme machen wiederum Clintonia und Drymophila, die mit ihren tief buchtig verzahnten Epidermiszellen an Behnia erinnern. Auch sind bei diesen Gattungen sowie bei Streptopus und - weniger ausgeprägt - bei Polygonatum die äußeren Epidermiszellen etwas längs gestreckt.

Das I.I. ist sehr unterschiedlich und zumal bei den Gattungen mit zerfließendem Ä.I. oft kräftig entwickelt. Seine beste

Ausbildung erfährt es bei Danaë und Semele. Die äußere Zellschicht ist hier längs, die innere quer gestreckt. Die farblosen Zellwände sind stark verdickt und die geräumigen Lumina bis auf spärliche, gelbe Plasmareste leer. Ähnlich verhält sich auch das I.I. von Ruscus, nur kollabiert es und die Lumina werden zu schmalen Spalten zusammengedrückt. Auch bei Clintonia, Disporum, Drymophila, Liriope, Rohdea und Streptopus bleibt die zelluläre Gliederung des I.I. gewahrt. Seine dünnwandigen, farblosen oder schwach gelblichen Zellen sind meist etwas abgeflacht, doch ohne zu kollabieren und ihre Lumina erscheinen zum größten Teil leer.

Im Gegensatz zu diesen Gattungen kollabiert das I.I. von Convallaria, Majanthemum, Ophiopogon, Polygonatum, Reineckea und Smilacina vollständig. Bei Ophiopogon bleibt die ursprüngliche Zellgliederung noch halbwegs erkennbar, wenigstens die der Innenschicht. Doch sind auch hier die Zellen von einer homogenen, durchscheinenden, rotbraunen Masse ausgefüllt, die keine leeren Räume ausspart. Noch stärker degeneriert das I.I. bei den übrigen Gattungen. Nur gelegentliche Fissuren erinnern noch an seine Entstehung aus zwei Zellschichten. Es ist bei diesen Gattungen gewöhnlich kräftig gelbbraun oder rotbraun gefärbt und bedingt auch die Farbe des Samens; nur Smilacina führt ein blaß gelbliches I.I.

Hieran lassen sich Asparagus und die anderen Gattungen mit schwarzkrustiger Samenschale anreihen. Ihr I.I. bildet sich bei der Reife zu einem unscheinbaren, farblosen, 1 - 2 µ dicken Häutchen zurück, an dem nichts mehr auf seine zelluläre Entstehung hindeutet.

Die Cuticulae der "Asparagoideen" und "Ophiopogonoideen" sind zumeist wenig auffällig und vor allem bei den schwarzsamigen Gattungen sehr dürftig ausgebildet. Die kräftigsten Cuticulae mit einer Dicke von 3 bis gelegentlich sogar 5 µ fand ich bei Liriope, Ophiopogon, Reineckea, Rohdea und Semele. Die Maße von Lapageria und Rhipogonum erreichen sie nicht.

Zwischen Innencuticula und Endosperm schiebt sich bei Liriope und Rohdea eine dünne, farb- und strukturlose, kräftig verholzte Schicht ein, bei der es sich höchst wahrscheinlich um einen Nuzellusrest handelt. Verholzte Nuzellussreste sind im Chalazabereich nicht selten; hier aber scheint sich der Nuzellus

am Aufbau der Samenschale zu beteiligen, und das wäre eine sehr merkwürdige Neuerung.

Ein gemeinsames Merkmal aller "Asparagoideen" und "Ophiopogonideen" ist das Aleuron, Lipoide und sehr ausgiebig Reservezellulose speichernde Endosperm. Stärke fand ich nur im Endosperm von Streptopus amplexifolius, aber nicht bei Streptopus roseus. Bei den Gattungen mit kugeligen Samen besteht das Endosperm zum größten Teil aus wenigstens leicht radial gestreckten Zellen, nur in der äußersten Zellschicht sowie den inneren und den der Chalaza benachbarten Partien herrschen isodiametrische Zellen vor. Indessen greift nicht gerade selten die Radialstreckung auch auf die periphere Zellschicht über, zumal bei Asparagopsis, Myrsiphyllum, Ruscus und Semele.

Eine Ausnahme unter den Gattungen mit kugeligen Samen macht Majanthemum. Sein Endosperm setzt sich fast ganz aus isodiametrischen Zellen zusammen, wie das bei Clintonia, Drymophila und Streptopus die Regel ist. Nur die in der Samenachse gelegenen Zellen sind bei diesen drei Gattungen meist etwas längs gestreckt. Eigentümlich ist Drymophila, bei der die periphere Endospermschicht reichlich mit radial gestreckten Zellen durchsetzt ist, während solche dem übrigen Endosperm nahezu fehlen.

Die kräftig verdickten Zellwände tragen, wenigstens in den subperipheren und inneren Endospermschichten, scharf begrenzte, häufig leicht behöfte, kreisrunde bis rundlich elliptische Tüpfel. Die antiklinen Zellwände und, wie bei Disporum hookeri, bisweilen auch die Innenwände der peripheren Endospermschicht sind bei Clintonia, Convallaria, Drymophila, Polygonatum, Reineckea und Streptopus ungetüpfelt oder sie weisen nur vereinzelte Tüpfel auf; dagegen fand ich bei Majantehmum, Rohdea, Smilacina, den Asparageen, "Ophiopogonoideen" und Rusceen auch die radialen Zellwände der Endospermperipherie regelmäßig und zum Teil reichlich getüpfelt.

Der Durchmesser der Tüpfel schwankt meist zwischen 4 und 10 μ. Unter den kleinen Tüpfeln herrschen die kreisrunden, unter den größeren die quer elliptischen vor. Diese erreichen nicht selten eine Höhe von 8 - 10 μ und eine Breite von 12 μ. Ausnahmen machen Ruscus und Semele mit nur 3 - 6 μ breiten sowie Asparagus und Myrsiphyllum mit 2 - 4 μ breiten Endospermtüpfeln.

Die Tüpfel stehen auf den Wänden der isodiametrischen oder nur wenig radial gestreckten Zellen zerstreut, doch mit zunehmender Radialstreckung der Zellen ordnen sich die Tüpfel wie bei Smilax in 1 oder 2 radialen Zeilen an. Nur bei Liriope, Ophiopogon und Rohdea ist diese Erscheinung kaum ausgeprägt. Hier erscheinen auch die antiklinen Wände der radial gestreckten Zellen zerstreut getüpfelt.

Die einzige, mir bekannte "Asparagoidee" mit stärkehaltigem Endosperm ist Streptopus amplexifolius. Freilich verharrt die Stärkebildung auf einer noch niedrigeren Stufe als bei manchen Parideen: es besteht kein zusammenhängender Verband stärkehaltiger Zellen, vielmehr finden sich diese eingesprengt unter den stärkefreien. Die kleinen, kugeligen oder ellipsoidischen Stärkekörner liegen einzeln in Plasma oder hängen traubig zusammen; ihr Durchmesser beträgt 1 - 3 μ. Auch enthalten die stärkeführenden Zellen nicht weniger Aleuron und fette Öle als die stärkefreien.

Der Embryo ist im allgemeinen gerade, länglich eiförmig bis walzenförmig und ein Drittel bis halb so lang wie die Samenachse. Von dieser Regel gibt es ein paar Ausnahmen:

1. Clintonia besitzt ähnlich den Parideen einen kugelig eiförmigen, ungefähr 0,4 mm langen Zwergembryo (Abb. 12).

2. Drymophila. Der Embryo erreicht nur ein Viertel der Samenlänge.

3. Convallaria, Liriope und Majanthemum führen verhältnismäßig große Embryonen, die 3/4 bis 4/5 des Samen-Durchmessers einnehmen.

4. Auch die schwarzsamigen Genera Asparagopsis, Asparagus und Myrsiphyllum besitzen wohl entwickelte Embryonen, die den Samen-Durchmesser wenigstens zu 3/4 bis fast ganz ausfüllen. Im Gegensatz zu den Geitonoplesieen beteiligt sich hier der Embryo nicht oder nur wenig an der Krümmung der Samenachse.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die bei den "Luzuriagoideen" noch deutlichen Anklänge an die dioscoreoiden Liliifloren treten bei den "Asparagoideen" stark zurück, fehlen aber nicht ganz. Von ihnen verdienen hervorgehoben zu werden:

(a) Die häufig noch fehlende oder erst angedeutete Gliederung des Sproßes in einen vegetativen und floralen Abschnitt, die Streckung der Internodien zwischen den Laubblättern, nicht selten in Verbindung mit einer reich verzweigten (Disporum) und sogar perennierenden (Ruscaceen[1]) Sproßachse.

(b) Das reliktartige Vorkommen netzaderiger Laubblätter bei den neuweltlichen Disporum-Arten, vorzüglich D. hookeri, sowie einer Clintonia-Art.

(c) Die extrorsen Antheren der Ruscaceen und die Konnektivspitze von Streptopus (nicht die extrorse Öffnungsweise und der Besitz eines verlängerten Konnektivs an sich sind primitiv, sondern das Vorkommen extrorser und introrser beziehungsweise bespitzter und unbespitzter Antheren innerhalb eines Formenkreises kennzeichnet diesen, wenn er überhaupt natürlich ist, als ursprünglich).

(d) Die fast freien Styluli von Drymophila.

(e) Das Vorkommen Phlobaphen-führender Plasmareste im Ä.I. von Drymophila.

(f) Das I.I., das häufig seine Zellgliederung bewahrt.

Sehr viel zahlreicher sind jedoch die abgeleiteten Merkmale bei den "Asparagoideen" und erst recht bei den "Ophiopogonoideen". Davon wird ein Teil allerdings schon von den Luzuriageen und besonders den Geitonoplesieen vorweggenommen. Das gilt namentlich für die spindelförmig angeschwollenen Wurzelknollen von Asparagus und Theropogon, die dominierende Paralleladerung der Laubblätter, die Abgliederung der Blüten vom Pedicellus, den meist schlanken, einfachen Griffel, die Beerenfrüchte, die Tendenz zur Krümmung der Samenachse bei Asparagus, das farblose, bei der Reife zerfließende oder eintrocknende, eine Phytomelan-Kruste bildende Ä.I., das farblose oder stark kollabierte I.I., die häufig auf die periphere Endospermschicht übergreifende Tüpfelung und der zumal bei den Asparagaceen im engeren Sinn verringerte Durchmesser der Tüpfel.

---

[1] Auch Disporum pullum wird nach RAO und JOSEPH (1965) ein Strauch.

Im übrigen haben aber die einzelnen Triben der "Asparagoideen" recht eigenwillige und divergente Entwicklungsrichtungen eingeschlagen. Ihre wichtigsten Neuerungen sind im folgenden zusammengestellt:

(1) Differenzierung des Sproßverbandes

(a) in mehr oder weniger entlaubte Lang- und stark reduzierte, einblätterige Kurztriebe bei den Rusceen (SCHLITTLER 1953). Häufig verwachsen Tragblatt und Blütenstand.

(b) in einen waagrechten oder vertikalen, die Laubblätter tragenden Hauptsproß und unbelaubte, blühende Seitensprosse. Beispiele: Convallaria, Rohdea.

(2) Differenzierung des Sprosses

(a) in einen perennierenden, unterirdischen Unterteil (Rhizom) und den einjährigen, die Laubblätter und Blüten tragenden Gipfel. Beispiele: Polygonatum, Streptopus.

(b) in den gestauchten, die Laubblätter tragenden Unter- und den langgliederigen, entlaubten, die Blüten tragenden Oberteil. Dabei wird die Übergangsphase vom Unter- zum Oberteil häufig ganz eliminiert und die unterwärts gestauchte Sproßachse verlängert sich unvermittelt in eine schaftartig gestielte Infloreszenz. Beispiel: Liriope.

(3) Reduktion der Kurzsproß-Blätter zu Nadeln (Asparagus).

(4) Neigung zu Zweihäusigkeit (Asparagus, Ruscus).

(5) Röhrige oder krugförmige Verwachsung der Filamente bei den Ruscaceen.

(6) Verlagerung der Nektarien in die Scheidewände des Fruchtknotens (ausgenommen Convallaria und Streptopus).

(7) Verminderung der Zahl der Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens, meist auf zwei.

Hierher gehören außerdem die bei Clintonia ohne Abgliederung einer Deckzelle in die Embryosack-Mutterzelle über-

gehende primäre Archesporzelle, der bei dieser Gattung angenähert dem Fritillaria-Typus und bei den Convallarieen und Polygonateen häufig dem Scilla-Typus folgende Embryosack, sowie der verholzende Nuzellusrest von Liriope und Rohdea.

Familien- und Tribusgliederung. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Familien sind bei den "Asparagoideen" fast noch einschneidender als bei den "Luzuriagoideen", mit denen sie auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Im einzelnen gliedert sich der Formenkreis folgendermaßen:

(a) Filamente röhrig oder krugförmig verwachsen. Antheren extrors. Samen hell, mit zerfließendem Ä.I. Unverkorkte Raphidenzellen verbreitet; verkorkte Kristallzellen fehlen.

1. Die Ruscaceen. Immergrüne, stark sproßdimorphe, aufrechte oder kletternde Sträucher. Langtriebe mehr oder weniger entlaubt. Kurztriebe einblätterig. Griffel sehr kurz. Fruchtknoten drei- oder einfächerig mit zwei Ovula in jedem Fach. Samen kugelig, mit kräftigem, farblosem I.I. Embryo ein Drittel bis halb so lang wie der Samen-Durchmesser. Drei Gattungen: Danaë, Ruscus, Semele.

(b) Filamente nicht miteinander verwachsen. Antheren intrors. Samen mit zerfließendem oder erhalten bleibendem, niemals schwarzkrustigem Ä.I. Unverkorkte Raphidenzellen stets vorhanden; teilweise (bei den Convallarieen, Ophiopogoneen und Aspidistreen, aber nicht bei den Polygonateen und Streptopodeen) außerdem verkorkte Kristallzellen mit Pseudoraphiden.

(aa) Internodien zwischen den Laubblättern häufig gestreckt. Blüten niemals blau oder violett. Fruchtknoten abgesehen vom Perikladium nicht mit der Blütenhülle verwachsen, mit zwei bis zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Samen bis 5 mm lang, ohne verholzten Nuzellusrest. Radialwände der peripheren Endospermzellen meist ohne oder nur mit spärlichen Tüpfeln.

2. Die Convallariaceen - Polygonateen. Rhizomgeophyten. Rhizom sympodial, bei blühfähigen Pflanzen ohne Laubblätter. Griffel einfach, gestreckt. Fruchtknoten mit

wenigen (2 - 6) Samenanlagen in jedem Fach. Samen kugelig, mit vielschichtigem, farblosem, bei der Reife zerfließendem Ä.I. und meist kollabierendem, gelbbraun oder rotbraun gefärbtem, seltener farblosem I.I. Embryo ein Drittel bis 3/4 so lang wie der Samen-Durchmesser. Zu dieser Tribus gehören von den untersuchten Gattungen Disporum, Majanthemum, Polygonatum und Smilacina.

3. Die Convallariaceen - Streptopodeen. Wuchsform wie bei den Polygonateen. Griffel einfach, gestreckt, oder drei fast freie Styluli. Fruchtknoten mit zahlreichen, nur bei Clintonia gelegentlich mit zwei Samenanlagen in jedem Fach. Samen halb eiförmig, mit wenigschichtigem, bei der Reife erhalten bleibendem, farblosem oder durch Phlobaphene rotbraun gefärbtem Ä.I. I.I. meist nicht kollabierend, mit dünnen Zellwänden, fast farblos. Embryo winzig bis ein Drittel so lang wie der Same. - Drei Gattungen: Clintonia, Drymophila, Streptopus.

4. Die Convallariaceen - Convallarieen. Sproßdimorphe Rhizomgeophyten mit monopodialem, die Laubblätter tragendem Rhizom, seltener Übergangsformen zu (unbegrenzten) Rosettenstauden. Griffel einfach, gestreckt. Fruchtknoten mit zwei bis ziemlich vielen Samenanlagen in jedem Fach. Samen kugelig, mit vielschichtigem, farblosem, bei der Reife meist zerfließendem Ä.I. und kollabierendem, gelb- bis rotbraun gefärbtem I.I. Embryo ein halb bis 4/5 so lang wie der Samen-Durchmesser. Aus dieser Tribus konnte ich nur Samen von Convallaria und Reineckea untersuchen. Die Samen geben keine Möglichkeit zur Unterscheidung der Convallarieen und Polygonateen. Dagegen weichen Convallaria und Reineckea durch den Besitz von verkorkten, Pseudoraphiden führenden Kristallzellen sowie ihre haploide Chromosomenzahl n = 19 von den Polygonateen und Streptopodeen ab, bei denen verkorkte Kristallzellen fehlen und die Chromosomenzahl zwischen n = 6 und 11 (selten 14) schwankt.

(bb) Internodien zwischen den Laubblättern gestaucht. Tepalen häufig blau oder violett, mitunter ein Stück weit mit dem Fruchtknoten verwachsen. Fruchtknoten gewöhnlich mit zwei Samenanlagen in jedem Fach. Samen 6 - 10 mm lang, nicht selten mit einem verholzten Nuzellusrest. Radialwände der peripheren Endospermzellen reichlich getüpfelt.

5. Die Convallariaceen - Ophiopogoneen. Begrenzte Rosettenstauden mit kurzen, sympodialen Rhizomen. Griffel einfach, gestreckt. Samenanlagen meist nur zwei in jedem Fach (ausgenommen Lourya). Samen kugelig oder ellipsoidisch, mit vielschichtigem, farblosem, bei der Reife zerfließenden oder vielleicht auch erhalten bleibendem Ä.I. und kollabierendem, rotbraun gefärbtem oder nicht kollabierendem und dann farblosem I.I. Embryo etwa ein Drittel bis 4/5 so lang wie die Samenachse. - Untersuchte Gattungen: Liriope und Ophiopogon.

Außer in den schon genannten Merkmalen weichen Liriope und Ophiopogon von den Convallarieen durch die regelmäßig getüpfelten, antiklinen Zellwände der peripheren Endospermschicht sowie die Chromosomen-Grundzahl n = 18 ab und von fast allen "Asparagoideen" unterscheiden sie sich durch die häufig blauvioletten Blüten, die - bis auf Liriope - mit dem Fruchtknoten verwachsenen Tepalen und den - wenigstens bei Liriope - verholzenden Nuzellusrest.

6. Die Convallariaceen - Aspidistreen. Von den 5 Gattungen dieser Tribus waren mir nur die Samen einer einzigen, Rohdea, zugänglich. Deshalb kann ich über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Tribus nichts Endgültiges aussagen. Sicher ist nur ein enger Zusammenhang zwischen Rohdea und den Ophiopogoneen, die in ihren Samenmerkmalen gut übereinstimmen. Allerdings beträgt die haploide Chromosomenzahl bei Rohdea wie bei den Convallarieen n = 19, wogegen für Aspidistra wie für die Ophiopogoneen n = 18 angegeben wird. Auch die violetten Blüten von Tupistra erinnern an die Ophiopogoneen.

(c) Filamente nicht miteinander verwachsen. Antheren intrors. Äußere Epidermis des Ä.I. eine spröde, schwarze Kruste bildend. Unverkorkte Raphidenzellen verbreitet; verkorkte Kristallzellen fehlen.

7. Die Asparagaceen. Sproßdimorphe Sträucher und Stauden mit kurzem, sympodialem Rhizom. Blätter der Langtriebe schuppenförmig, die der Kurztriebe häufig zu Nadeln rückgebildet. Griffel meist kurz. Samenanlagen zu 2 - 8 in jedem Fach. Samen halbanatrop bis fast atrop, mit extrem dünnem, farblosem I.I. Embryo 2/3 bis fast so lang wie der Samen-Durchmesser. - Drei Gattungen: Asparagopsis, Asparagus und Myrsiphyllum. Ich halte sie für viel näher mit den Geitonoplesi-

een, zumal mit *Eustrephus* als mit den übrigen "Asparagoideen" verwandt.

VI. Die Dracaenen.

Dracaena und *Sansevieria*. Schon JUSSIEU (1789) nahm die Beerenfrüchte und die verminderte Zahl der Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens zum Anlaß, *Dracaena* in den Ordo *Asparagi* zu versetzen. In der Folge stellten sich zahlreiche weitere Übereinstimmungen zwischen *Dracaena* undden vorangehenden Familien heraus, die alle für einen verhältnismäßig engen, verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen diesen sprechen. Davon machen auch die Samenmerkmale keine Ausnahme, aber gleichzeitig kennzeichnen sie *Dracaena* und die damit nahe verwandte *Sansevieria* als eine scharf begrenzte und ziemlich abgeleitete Familie der beerenfrüchtigen, asparagoiden Liliifloren.

Samenmerkmale. Untersucht wurden die Samen von drei *Dracaena*- und zwei *Sansevieria*-Arten. Die Samen der beiden Gattungen kongruieren in allen wesentlichen Merkmalen, lassen sich aber zuverlässig unterscheiden. Sie gehören zu den massigsten Liliifloren-Samen und sind meist kugelig bei einem Durchmesser von 6 - 10 mm. Nicht selten - und zwar in beiden Genera - werden sie unter Verkürzung der stets geraden Samenachse ellipsoidisch.

Sehr bezeichnend ist das Ä. I. der Dracaeneen. Es besteht bei den untersuchten Arten aus 3 - 5 Zellschichten, von denen sich die äußere durch ihre dicken Zellwände abhebt. Diese äußere Epidermis ist bei *Dracaena* und *Sansevieria* unterschiedlich gestaltet. Im einfachsten Fall, den *Dracaena* (Abb. 16) verkörpert, betrifft die Wandverdickung alle Wände der Epidermiszellen gleichmäßig, höchstens die Innenwand erscheint etwas bevorzugt. Die antiklinen Wände und die Innenwand, aber nicht selten auch die Außenwand, werden von zahlreichen, feinen, gegen die Mittellamelle zu trichterförmig erweiterten Tüpfelkanälen durchzogen.

Bei *Sansevieria* beschränkt sich die Wandverdickung ganz auf die antiklinen Wände und die Innenwand; die Außenwand bleibt dünn. Tüpfel konnte ich in der äußeren Epidermis dieser Gattung nur vereinzelt feststellen (Abb. 17).

Die äußeren Epidermiszellen sind bei *Dracaena draco*

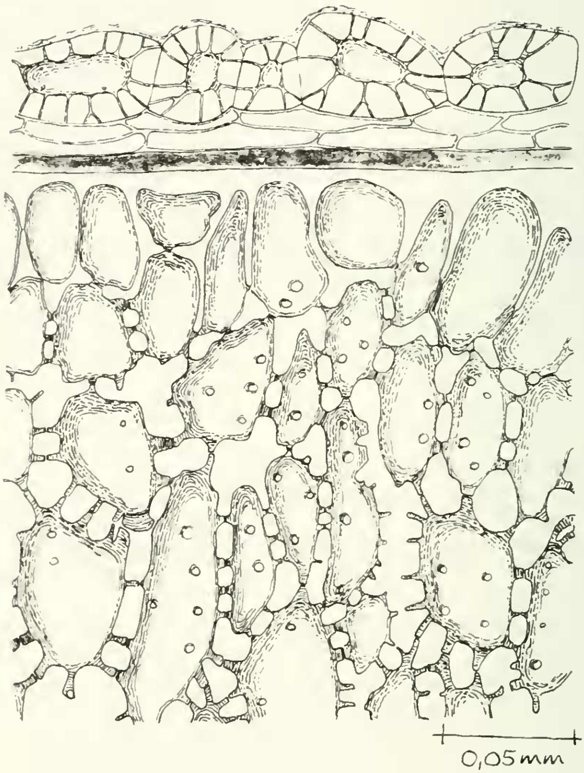


Abb. 16: Samenschale und Endosperm von Dracaena "latifolia". Die äußeren Epidermiszellen des Ä.I. sind allseitig verdickt und reichlich getüpfelt.

unregelmäßig längs und quer gestreckt mit einigen isodiametrischen Zellen dazwischen, bei den übrigen, untersuchten Dracaena-Arten und bei Sansevieria ist die Längsstreckung stärker ausgeprägt. Im Querschnitt sind die längsgestreckten Epidermiszellen von Dracaena so breit wie hoch oder ein

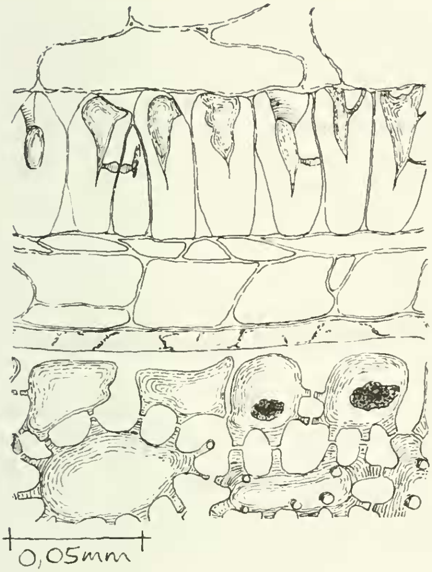


Abb. 17: Samenschale und äußeres Endosperm von Sansevieria pearsonii. Die äußeren Epidermiszellen des Ä. I. sind nur auf den Innen- und Radialwänden verdickt.

wenig abgeflacht, während die von Sansevieria seitlich zusammengedrückt erscheinen.

In beiden Gattungen sind die primären Zellwände der äußeren Epidermis dünn verholzt. Die Lumina, die von der Wandverdickung ausgespart werden, sind vor allem bei den breitblätterigen Dracaenen recht geräumig und wie die des ganzen, übrigen Ä. I. bis auf spärliche, farblose Plasmareste leer; nur bei Dracaena draco sind die Wände der äußeren Epidermiszellen so mächtig verdickt, daß ihr Lumen bis auf eine schmale Spalte eingeengt wird.

Das übrige Ä. I. besteht aus isodiametrischen bis abgeflachten, aber nicht kollabierenden, dünnwandigen Zellen. Ihre Wände sind nicht oder viel schwächer als die der äußeren Epidermiszellen verholzt, ausgenommen Dracaena draco, bei der die primären Zellwände des ganzen Ä. I. ziemlich gleichmäßig verholzt sind. Außerdem besitzen bei dieser Art die Zellen der mittleren und inneren Schichten des Ä. I. etwas verdickte und nach Art der äußeren Epidermis getüpfelte Wände.

Das Ä.I. von Dracaena und Sansevieria ist farblos. Es neigt vor allem bei den breitblätterigen Dracaena-Arten dazu, mit dem Endokarp zu verwachsen und löst sich dann bei der Reife leicht vom Samen ab. Die Verwachsung der Samenschale mit dem Fruchtfleisch scheint auch bei Sansevieria vorzukommen, aber ihre Ablösung vom Samen habe ich hier nicht beobachtet.

Die gelbbraune oder hell rotbraune Färbung der Samen wird vom I.I. hervorgerufen: Es besteht am reifen Samen aus einer ziemlich dünnen, durch Phlobaphene gelb- bis rotbraun tingierten Schicht, die kaum noch Reste ihrer Zellgliederung erkennen läßt. Solche bleiben nur ausnahmsweise erhalten; die Zellen sind dann dünnwandig, farblos und leer. Zwischen- und Innencuticula lassen sich trotz ihrer geringen Mächtigkeit in allen Fällen deutlich nachweisen. Verholzte Nuzellusreste habe ich nicht gefunden.

Das Endosperm erinnert ganz an jenes der "Asparagoideen". Es besteht durchwegs aus dickwandigen, Aleuron und Lipoide führenden, stärkefreien Zellen. Diese sind zum größten Teil schwach bis mäßig radial gestreckt, nur in der peripheren Endospermschicht herrschen meistens isodiametrische Zellen vor. Die Wände sind reichlich von ziemlich kleinen, meist kreisrunden, häufig ein wenig behöften Tüpfeln durchsetzt. Der Durchmesser der Tüpfel schwankt bei den meisten Dracaenen und den untersuchten Sansevieria-Arten zwischen 1,5 und 4 μ, die einzige Ausnahme machte Dracaena aurea mit 4 - 10 μ breiten, meist elliptischen Tüpfeln, doch waren die Samen dieser Art vielleicht noch nicht ganz ausgereift. Die Tüpfel stehen auf den Radialwänden der gestreckten Zellen zum Teil in (1 - 2) 2 (- 3) stark versetzten Zeilen, aber häufig sind sie siebartig verstreut.

Der Embryo ist in beiden Gattungen gedrungen walzenförmig. Durch Verdickung des Wurzelendes erscheint er oft keulig, seltener verdicken sich beide Enden, so daß er hantelförmig wird. Seine Länge beträgt ein Viertel bis die Hälfte des Samen-Durchmessers.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die enge Zusammengehörigkeit von Dracaena und Sansevieria wird durch die Samenmerkmale deutlich. Von Cordyline und den übrigen, gewöhnlich zu den "Dracaeneen" gerechneten Gattungen sind sie durch einige tiefgreifende Unterschiede getrennt. Die Dracaenaceen sollten deshalb auf Dracaena und Sansevieria beschränkt werden.

Die bei den "Asparagoideen" noch vereinzelt beobachteten, primitiven Merkmale fehlen den Dracaenaceen fast ganz. Davon machen nur einige breitblätterige Dracaena-Arten mit langgliederigen Sproßachsen und gelegentlich paarweise genäherten Laubblättern eine Ausnahme. Andrerseits kehren die meisten für die vorhergehenden Familien bezeichnenden Neuerungen bei Dracaena und Sansevieria wieder, so

die Stauchung der vegetativen Sproßabschnitte (schon von Clintonia, den Ophiopogoneen und Aspidistreen vorweg genommen);

die Paralleladerung der Laubblätter;

die Abgliederung der Blüte von Pedicellus unter parakladialer Streckung der Blütenbasis;

die Verlagerung der Nektarien in die Septen des Fruchtknotens;

der schlanke, einfache Griffel;

das farblose Ä.I. und das kollabierende, rotbraune I.I.;

die kleinen, häufig auf die Radialwände der peripheren Zellschicht übergreifenden Endospermtüpfel;

sowie die ohne Abgliederung von Deckzellen in die Embryosack-Mutterzelle übergehende primäre Archesporzelle (wie bei Clintonia und manchmal bei Ophiopogon).

In einigen wenigen Merkmalen haben sich diese Gattungen über den Rahmen der "Asparagoideen" hinausentwickelt. Dazu gehört die Verringerung der Samenanlagen auf nur eine in jedem Fruchtfach, die eigentümliche Differenzierung der Außenepidermis der Samenschale, vor allem aber die Befähigung zu sekundärem Dickenwachstum, die bei den asparagoiden Liliifloren weiter verbreitet, aber stets an die Voraussetzung rosettiger Achsenstauchung gebunden ist.

Nach ZWEIGELT (1912) sind Dracaena und Sansevieria durch einige anatomische Merkmale sowohl von den "Asparagoideen" wie von Cordyline, den Nolinaceen und Ophiopogoneen unterschieden. Zu diesen Merkmalen gehören die mehrschichtige, in Kurz- und Langzellen differenzierte Exodermis, die wechselnde Orientierung der Leitbündel in den Laubblättern und das Vorkommen von Calciumoxalat-Kristallen in der Außenwand der Epidermiszellen der Laubblätter. Auch fehlen Dracaena und San-

sevieria die bei den Convallarieen, Aspidistreen, Ophiopogoneen, Nolinaceen sowie bei Cordyline regelmäßig vorhandenen, verkorkten, Pseudoraphiden führenden Kristallzellen. An ihrer Stelle gibt es bei den Dracaeneen im engeren Sinn nur unverkorkte Raphidenzellen (ROHERT und ZALENSKI 1899). Trotzdem besteht an einem verwandtschaftlichen Zusammenhang der Dracaenaceen mit den "Asparagoideen" kein Zweifel. Dafür spricht vor allem das Vorkommen der Azetidin-2-carbonsäure, die bislang nur in den Laubblättern der genannten Sippen sowie bei Liriope und den Trilliaceen gefunden wurde (FOWDEN und STEWARD 1957) und schließlich die bei Dracaena, den Convallarieen, Rohdea und Cordyline übereinstimmende Chromosomen-Grundzahl n = 19.

Die Nolinaceen. An die vorige Familie lassen sich mit einigem Vorbehalt die Nolinaceen anschließen. Es liegt nahe, sie als eine neuweltliche Parallelgruppe der auf die alte Welt beschränkten Dracaenaceen aufzufassen, doch sollte das nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Zäsur zwischen ihnen und den Dracaenaceen keineswegs weniger tief ist als die zwischen den Dracaenaceen und den "Asparagoideen". Die Nolinaceen zählen 3 - 4 Gattungen. Samen haben mir von allen Gattungen bis auf Calibanus vorgelegen.

Samenmerkmale. Im Gegensatz zu den Dracaenaceen sind die Samen der Nolinaceen, wenigstens die mir bekannten, niemals kugelig oder kürzer als ihr Durchmesser, sondern im Gegenteil stets ein wenig gestreckt. Ihre Länge beträgt 3,2 - 5 mm, ihr Durchmesser liegt zwischen 2,2 und 3,8 mm. Am Chalazaende ist die Samenschale verdickt und häufig in einen kurzen Kegel ausgezogen. Die Samen von Nolina beldingii, der einzigen kapselfrüchtigen Nolinacee, die ich untersuchen konnte, sind ellipsoidisch mit kreisrundem Querschnitt, wogegen die nußfrüchtigen Arten und Gattungen in der Regel durch Samen mit gleichseitig dreieckigem Querschnitt ausgezeichnet sind. Ich habe diese bei Beaucarnea und Dasylirion beobachtet, doch werden auch für Calibanus schwach dreikantige Samen angegeben. Die Samen sind typisch anatrop mit gerader oder nur wenig, bis ungefähr 30° gekrümmter Achse. Sie sind glanzlos und blaß gelblich bis rötlichbraun gefärbt.

Das Ä.I. bleibt infolge der Trockenfrüchtigkeit der Nolinaceen bei der Reife erhalten; es ist bei der durch mehrsamige Kapseln ausgezeichneten Nolina beldingii viel reicher ent-

wickelt als bei den schließfrüchtigen Sippen. Bei der genannten Art ist es vielschichtig und besteht aus isodiametrischen oder nach innen zu etwas abgeflachten, leeren, farblosen und bis auf die zwei äußeren Zellschichten dünnwandigen, unverholzten Zellen. Die Zellen der äußeren Epidermis sind deutlich radial gestreckt, die Chalazagegend ausgenommen, wo sie etwas abgeflacht erscheinen; ihre Innenwand und die innere Hälfte der Radialwände sind gleich den Wänden der nächstinneren Zellschicht schwach verdickt und stark verholzt, während die Außenwand und die äußere Hälfte der Radialwände der Außenepidermis nur wenig verholzt, dafür aber übermäßig stark verdickt sind. Auch die äußere Epidermis ist farblos und die Zellen sind leer.

Die nußfrüchtigen Nolinaceen führen ein dünneres, nur 3 - 4 Zellen dickes Ä. I., das, mit Ausnahme der Außenepidermis, wie die inneren Zellschichten von Nolina beldingii aus isodiametrischen bis abgeflachten, aber nie kollabierenden, leeren, farblosen, dünnwandigen und unverholzten Zellen besteht. Nur die gleichfalls farblose und nicht verholzende äußere Epidermis besteht aus zu dünnen Platten zusammengedrückten Zellen. Ihre Zellstruktur bleibt dabei erhalten oder verliert sich fast ganz, wobei sie sich in eine derbe, strukturlose Schicht umwandelt. Von außen gesehen, erscheinen die Epidermiszellen der Nolinaceen isodiametrisch und polygonal mit geraden Radialwänden.

Das I. I. stimmt gut mit dem der Dracaenaceen überein. Es degeneriert zu einem fast homogenen, keine Lumina und meist auch keine Zellgrenzen mehr zeigenden, kräftig rotbraun gefärbten Häutchen, das von deutlichen Cuticulae eingeschlossen wird.

Auch das Endosperm erinnert an das der vorausgehenden Familie, nur sind die Zellwände gewöhnlich nicht so mächtig wie bei dieser. Im Gegensatz zu den inneren Endospermschichten, die namentlich im Bereich des größten Samen-Durchmessers aus mehr oder weniger radial gestreckten Zellen bestehen, setzt sich die periphere Endospermschicht meist aus isodiametrischen, auf den Radialwänden nicht oder kaum getüpfelten Zellen zusammen. Nur bei Nolina beldingii fand ich die Zellen der Endospermperipherie kräftig radial gestreckt und mit einigen, deutlich in einer Reihe stehenden Tüpfeln versehen. Sonst sind die kreisrunden oder elliptischen, gewöhnlich nur 2 - 4 μ breiten Tüpfel wie bei Dracaenaceen meist siebartig zerstreut.

Der annähernd gleichmäßig walzenförmige, gerade oder bei

gekrümmter Samenachse der Krümmung folgende Embryo nimmt 4/5 bis fast die ganze Länge des Endosperms ein.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die Nolinaceen haben einige wichtige Merkmale mit der vorangehenden Familie gemein, so

die Wuchsform (Schopfbäume mit sekundärem Dickenwachstum),

die Abgliederung der Blüten vom Pedicellus,

die pfeilförmigen (impeltaten) Antheren,

die keine Deckzellen abgliedernde, primäre Archesporzelle,

das farblose, Phytomelan-freie Ä. I.

das stark kollabierte, rotbraune I. I. und

die klein getüpfelten Endospermzellen,

sowie die Chromosomen-Grundzahl n = 19 (nur für Nolina microcarpa wird n = 18 angegeben).

Diese Übereinstimmungen verlieren freilich an Gewicht, stellt man ihnen die trennenden Merkmale gegenüber. Bei diesen handelt es sich im wesentlichen um folgende:

Eigentümliche Stomata mit unter die Nebenzellen versenkten Schließzellen (PORSCH 1905).

Reichlich Öl führende Schließ- und Nebenzellen; ein Merkmal, das sich unter den Liliifloren nur bei Astelia wiederholt, bei der der Spaltöffnungsapparat jedoch nur im Winter Öl zu führen scheint (ZIEGENSPECK 1944).

Das Fehlen von Calciumoxalat-Kristallen in der Außenwand der Epidermiszellen der Laubblätter.

Regelmäßiges Vorkommen von Kristallidioblasten mit verkorkten Zellwänden und ebensolchen Kristallhüllen. Bei den Kristallen handelt es sich um Pseudoraphiden (ROHERT und ZALENSKI 1899).

Tendenz zu Zweihäusigkeit.

Freie Tepalen.

Biovulate Karpelle.

Parakarpie (nur Dasylirion).

Sehr kurzer Griffel.

Trockene Früchte.

Bei Streufrüchten eine stark verdickte Außenwand der äußeren Epidermiszellen der Samenschale.

Der fast die Länge des Endosperms einnehmende Embryo und

schließlich das Fehlen perikliner Zellteilungen in der Nucellusepidermis, wenigstens von Dasylirion (Nolina ist daraufhin nicht untersucht), wogegen bei Dracaena und Sansevieria solche regelmäßig erfolgen (CAVE 1955).

Es liegt nahe, die nächsten Verwandten der Nolinaceen in den ebenfalls durch Kristallidioblasten mit Pseudoraphiden, häufig baumförmigen Habitus und vom Stiel abgegliederte Blüten gekennzeichneten Gattungen um Cordyline oder in der - sicher mit Cordyline nahe verwandten -, durch den Öl führenden Spaltöffnungsapparat mit den Nolinaceen verbundenen Gattung Astelia zu sehen, doch weichen diese in anderen Merkmalen nicht weniger stark davon ab als die Dracaenaceen. Trotz mannigfacher Anklänge an verschiedene Triben der asparagoiden Liliifloren, vorzüglich an die arboreszenten, doch nicht nur an diese, stehen die Nolinaceen im ganzen ziemlich isoliert.

VII. Astelia, Cordyline und die Anthericum-Gruppe.

Die hier zusammengefaßten Familien rekrutieren sich zum größten Teil aus den "Asphodeloideen" und einigen, in den bisherigen Systemen zu Unrecht den "Dracaeneen" einverleibten Gattungen. Ein gemeinsamer Name steht für diesen Formenkreis nicht zur Verfügung. Nach Wuchsform und Blütenmerkmalen läßt er sich an die Ophiopogoneen und Dracaenaceen anschließen, während die Samen viel eher an jene von Asparagus und der Geitonoplesiaceen erinnern. Das heißt mit anderen Worten, hier kongruieren die in den ursprünglichen Familiengruppen der asparagoiden Liliifloren unabhängig voneinander entstandenen Progressionen zu einem Merkmalspaket, das in leichten Abwandlungen bei den meisten stärker abgeleiteten Familien dieses Formenkreises wiederkehrt. Im einzelnen handelt es sich dabei um die folgenden Merk-

male:

(1) die strenge Differenzierung des blühenden Sprosses in den gestauchten, laubig beblätterten Unterteil und den die Blüten tragenden, bis auf Dianella javanica (SCHLITTLER 1954) von der Laubregion scharf abgesetzten, oft langgliederigen Sproßgipfel;

(2) die ohne Ausnahme dicht parallel geaderten Laubblätter;

(3) die zunehmend häufiger blau, blauviolett und in den am weitesten fortgeschrittenen Triben auch rein gelb gefärbten Blüten;

(4) die gewöhnlich in die Septen des Fruchtknotens verlagerten Nektarien und den infolgedessen synkarpen Fruchtknoten. Eine Ausnahme machen einige Astelia-Arten mit parakarpem Fruchtknoten.

(5) An die Stelle der Beerenfrüchte treten weithin fachspaltige Kapseln;

(6) die sich durch Phytomelane in eine homogene, schwarze Kruste umwandelnde Außenepidermis des Ä.I. und das infolge des wohlentwickelten und ausdauernden Ä.I. gewöhnlich vollständig kollabierte, meist farblose oder blaß gelbliche I.I.

(7) der lange, die Samenachse oft zu 4/5 oder mehr ausfüllende, bei kampylotropen Samen mitunter schraubig eingerollte Embryo.

Diese Merkmale wiederholen sich über die hier zu behandelnde Familiengruppe hinaus in fast allen abgeleiteten Entwicklungslinien der asparagoiden Liliifloren. Die Gattungen um Anthericum, Astelia und Cordyline sind ihrerseits durch folgende Eigentümlichkeiten ausgezeichnet:

häufig spindelförmig verdickte Wurzelknollen;

häufig vom Pedicellus abgegliederte, zum Teil auch in ein Parakladium verlängerte Blüten (nicht die Astelieen, Aphyllanthes und die sogenannten "Johnsonieen");

die bei den Liliifloren vorherrschend unisulcaten Pollen werden zwar von den meisten Gattungen beibehalten, aber häufiger als bei den ursprünglicheren Familien finden sich

trichotomsulcate (Dianellaceen, Arnocrium, gelegentlich Johnsonia) und bei Aphyllanthes spiraperturate;

die helobiale Bildungsweise des Endosperms; diese Besonderheit bringt die hier zu besprechenden Familien in einen scharfen Gegensatz zu den ursprünglicheren Formenkreisen der asparagoiden Liliifloren so gut wie den ganzen dioscoreoiden, bei denen sich, soweit sie daraufhin untersucht sind, das Endosperm mit der einzigen Ausnahme von Trillium stets nukleär bildet. Diesem sehr wahrscheinlich abgeleiteten Merkmal steht in der Deckzellen abgliedernden, primären Archesporzelle ein primitives gegenüber. Nur bei Dianella (oder den Dianellaceen?) fehlen Deckzellen.

Samenmerkmale. Mit dem Zurücktreten der Endozoochorie verliert sich die kugelige Gestalt der Samen.

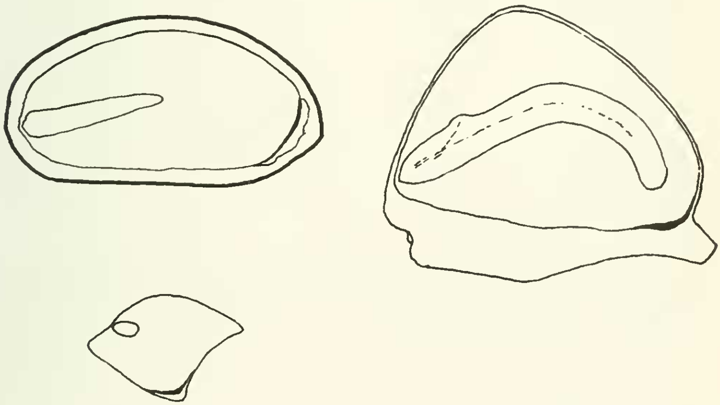


Abb. 18: Längsschnitte durch die Samen von Astelia cunninghamii (links oben), Sowerbaea laxiflora (links unten) und Paradisia liliastrum (rechts). Alle Figuren 12 mal vergrößert.

Soweit sie die anatrope Form der Samenanlagen beibehalten, herrschen eiförmige (Dianella, Johnsonia, Simethis, Stypandra, Tricoryne) oder einseitig abgeflachte, halb eiförmige (Alania, Astelia, Excremis) Samen vor. Die Samen von Aphyllanthes und den Dianeleen sind beidseitig ein wenig zusammengedrückt, die von Dianella und Excremis gegen die Mikropyle hin auch deutlich gekielt. Die Symmetrieebene des Samens steht bei Aphyllanthes senkrecht auf der Abflachungsebene, bei den Dianellaceen parallel dazu. Fast kreisrunde, linsenförmige Samen finden sich bei Chamaescilla, zu dünnen Scheiben sind die von Chlorophytum zusammengedrückt. Die Symmetriebene ist hier wie bei Dianella orientiert. Kugelig sind die kleinen Samen von Caesia parviflora, vernachlässigt man ihr Eläosom.

Die zu Kampylotropie neigenden Samen von Cordyline und den Anthericeen weisen oft schärfere Konturen auf als die rein anatropen. Ihre Gestalt reicht von halb eiförmigen (Anemarrhena, Anthericum z.T., Paradisia z.T.) über unregelmäßig polyedrische bis zu kantigen, fast tetraedrischen Formen (Anthericum z.T., Echeandia, Paradisia z.T., Thysanotus z.T.). Die fast kampylotropen Samen von Cordyline und Dichopogon kommen einem Kugelsektor nahe, die von Arthropodium und Thysanotus multiflorus (ohne das Eläosom), neben denen von Dichopogon die am stärksten kampylotropen der ganzen Gruppe, sind dagegen meist kugelig (Abb. 1 und 18). Bemerkenswert sind schließlich die atropen, scharfkantigen, fast regelmäßig tetraedrischen Samen von Bartlingia und Sowerbaea (Abb. 18). Die Länge oder - bei isodiametrischen Samen - der Durchmesser - ohne Berücksichtigung des allenthalben vorhandenen Anhängsels, variiert von (1,7 -) 2 bis 4 mm; wenig größere Samen gibt es bei Cordyline, während die Maße bei Bartlingia, Caesia und Sowerbaea zwischen 0,9 und 1,7 mm liegen.

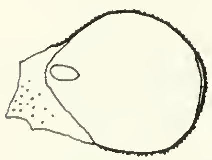


Abb. 19: Längsschnitt durch einen Samen von Caesia parviflora. Das Eläosom ist punktiert gezeichnet. 12 mal vergrößert.

In einigen Gattungen tragen die Samen ein auffälliges Anhängsel. Bei Simethis ist dies eine stark vorspringende, häufig Ohrmuschel-förmigen Wucherung der Raphe; auf ihrer konkaven Seite ist sie hell bräunlich, auf der konvexen wie die ganze Samenschale glänzend lackschwarz gefärbt. Histologisch entspricht die Raphenwucherung von Simethis dem Ä.I. und es besteht wie dieses, von den massiven, schwarzen Zellen der äußeren Epidermis abgesehen, aus trockenen, bis auf geringe, rotbraune Plasmareste scheinbar leeren Zellen mit dünnen, bräunlichen Wänden.

Ganz anders verhalten sich die Samen-Anhängsel von Caesia parviflora (Abb. 19), Johnsonia lupulina und Thysanotus multiflorus (Abb. 1). Diese gehen nicht aus der Raphe sondern wahrscheinlich aus dem Hilum hervor, vielleicht ist auch die Mikropyle daran beteiligt; mangels entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen läßt sich das nicht entscheiden. Diese Anhängsel sind halbkugelig oder stumpf kegelförmig und bestehen aus farblosen, sehr zartwandigen, meist prall mit Ölplasma gefüllten, bei Thysanotus multiflorus stark radial gestreckten Zellen. Auf Grund des Lipoidgehalts handelt es sich bei den Anhängseln dieser drei Gattungen um Eläosomen. Infolge ihrer Farblosigkeit heben sie sich scharf von der schwarzen Samenschale ab.

Das Ä.I. besteht gewöhnlich aus mehreren, bei Dianella sogar zahlreichen Zellschichten, nur Alania und wohl auch Sowerbaea führen ein auf zwei Schichten verarmtes Ä.I. Die äußere Epidermis ist durch Einlagerung von Phytomelanen in eine spröde und ungemein harte Kruste umgewandelt, ganz wie bei Asparagus und den Geitonoplesieen. In der Regel füllt das Phytomelan die Zellen vollkommen aus, häufig wird es auch in die Wände eingelagert. Eine Ausnahme macht Chlorophytum papillosum, dessen, von außen gesehen, hexagonale Epidermiszellen in jeder Ecke einen hyalinen Porus aufweisen. Ähnliche hyaline Poren, doch in ungleich größerer Zahl und über alle Wände verstreut, finden sich in den äußeren Epidermiszellen von Alania und Borya, allerdings standen mir von diesen zwei Gattungen nur halbreife Samen zur Verfügung. In keinem Fall bleiben bei den hierher gehörigen Triben in der Außenepidermis leere Hohlräume ausgespart, noch kollabiert diese Zellschicht. Die Dicke der schwarzen Krustenschicht hängt weithin von der Gestalt der äußeren Epidermiszellen ab, die sich von Tribus zu Tribus und teilweise auch bei den einzelnen Gattungen stark ändert. Sind die Zellen der äußeren Epidermis radial gestreckt - sie stellen

dann gewöhnlich gerade, sechsseitige Prismen dar - dann ergibt sich eine sehr mächtige Krustenschicht von 60 - 160 µ Dicke. Dieser Fall ist bei Astelia, Cordyline, den Dianelleen und Simethis verwirklicht. Die äußeren Epidermiszellen der Anthericeen, von Aphyllanthes und den sogenannten "Johnsonieen" sind dagegen isodiametrisch oder häufig etwas abgeflacht und die Dicke der aus ihnen hervorgehenden Phytomelankruste beträgt nur 14 - 40 µ.

Von außen gesehen sind die Zellen der Außenepidermis poly- und zwar allermeist hexagonal mit geraden, antiklinen Wänden. So betrachtet, erscheinen die Zellen isodiametrisch oder nur geringfügig längs gestreckt, nur selten ist ihre Längsstreckung stärker ausgeprägt, wie bei Alania und Aphyllanthes, wobei Alania außerdem durch die buchtig gewellten Radialwände der äußeren Epidermiszellen eine Ausnahme macht. Die Außenwände erscheinen meist eben oder leicht, nur bei Stypandra spitz kreiselförmig eingesenkt; in einigen Gattungen sind sie leicht oder auch kräftig hochgewölbt, so bei Bartlingia und Chlorophytum mit halbkugelig vorspringenden und Caesia und Sowerbaea mit in massive, stumpfe Papillen ausgezogenen Außenwänden.

Das übrige Ä.I. ist von der äußeren Epidermis gewöhnlich scharf abgesetzt. In manchen Gattungen, zum Beispiel Chamaescilla, Cordyline und Simethis, besteht es aus abgeflachten, aber nicht kollabierenden Zellen mit bis auf spärliche, braune Plasmareste leeren Lumina und dünnen, rot- oder hellbraunen Wänden; oder die Zellen sind mehr oder weniger stark kollabiert, führen stark zusammengedrückte, rot- oder schwarzbraune Plasmareste, aber gewöhnlich keine oder nur unscheinbare Hohlräume. Dieses Extrem ist unter anderen bei Aphyllanthes, Arthropodium, den Dianelleen und Paradisia verwirklicht.

Das I.I neigt wie bei allen Liliifloren mit schwarzkrustiger Samenschale stark zum Degenerieren. Dabei lassen sich einige Reduktionsstufen unterscheiden. Bei Astelia und Cordyline besteht es aus leeren und fast farblosen, namentlich bei der zweiten Gattung gut erhaltenen Zellen, während es bei Astelia etwas zusammengedrückt erscheint, allerdings auch ohne zu kollabieren. Die übrigen hierher gerechneten Familien sind ohne Ausnahme durch ein stark zusammengedrücktes I.I. gekennzeichnet, in dem es keine Hohlräume gibt. Bei den Dianellaceen, zumal bei

Dianella selber, bleiben die Lumina der I.I.-Zellen häufig noch als haarfeine Spalten erkennbar und lassen dadurch die Herkunft dieser Schicht erkennen. Bei den übrigen Familien ist das I.I. noch stärker zerdrückt und es verliert seine Strukturen in der Regel ganz. Das kollabierte I.I. der Dianellaceen und der anderen Familien ist blaß gelblich gefärbt bis farblos, selten (Dichopogon) weist es eine etwas kräftigere, gelbbraune Tönung auf.

Das Endosperm besteht bei Astelia, Cordyline, den Caesieen (ausgenommen Chamaescilla) und wohl auch den sogenannten "Johnsonieen", wenigstens soweit mir davon reife Samen vorgelegen haben, aus dünnwandigen, reichlich Aleuron und fette Öle, aber weder Stärke noch in nennenswertem Umfang Reservezellulose speichernden Zellen. Die Regel, derzufolge die dünnwandigen Endospermzellen isodiametrisch zu sein pflegen, gilt auch hier; nur gelegentlich, so bei Cordyline, Dianella und Simethis, sind die Zellen der subperipheren Schichten schwach radial gestreckt. Im Gegensatz zu den genannten Gattungen und Triben speichern die Anthericeen in ihrem Endosperm ausgiebig Reservezellulose. Bei ihnen besitzen die Endospermzellen mäßig verdickte Wände mit deutlichen, wenngleich unbehöften Tüpfeln und sind zum größten Teil leicht radial gestreckt. Die Radialstreckung greift häufig auf die periphere Zellschicht über, dagegen sind die antiklinen Wände dieser Schicht nicht oder nur spärlich getüpfelt. Einzig das Endosperm von Chlorophytum und Echeandia besteht fast ganz aus isodiametrischen Zellen. Auf Grund der Tüpfelung lassen sich in dieser Tribus zwei Gruppen unterscheiden.

Die eine umfaßt Arthropodium und Dichopogon und erinnert durch die fast gleichmäßig großen, kreisrunden oder rundlich elliptischen Tüpfel von 2 - 6 μ Durchmesser, die auf den Radialwänden der gestreckten Zellen in 2 - 3 radialen Zeilen stehen, an Asparagus und Eustrephus. Ähnlich ist Chlorophytum, nur finden sich in dieser Gattung zum Teil noch größere, wegen den überwiegend isodiametrischen Zellen nicht radial gereihte Tüpfel.

Zur anderen, was die Tüpfelung der Endospermzellen angeht, stärker abgeleiteten Gruppe, gehören Anemarrhena, Anthericum, Echeandia und Paradisia. Gestalt und Größe der Tüpfel schwanken hier beträchtlich. Der Durchmesser der kleineren, meist rundlichen, liegt zwischen 0,6 und 2 μ; mit

zunehmender Größe werden die Tüpfel querelliptisch bis fast schlitzförmig, wobei die antikline Ellipsenachse von 1,5 bis 4 µ variiert, während die perikline eine Länge von 8 µ erreichen kann. Die Tüpfel sind in der Regel siebartig verstreut oder sie bilden undeutliche, radiale Zeilen.

Thysanotus, in mancher Hinsicht intermediär zwischen den Anthericeen und Caesieen, nimmt auch in seinem Endosperm eine Mittelstellung ein. Das Endosperm von Thysanotus multiflorus stimmt im wesentlichen mit dem von Arthropodium und Dichopogon überein, während das von Th. isantherus und Th. patersonii aus meist isodiametrischen, fast ganz dünnwandigen, schwach bis unmerklich getüpfelten Zellen besteht. Die Tüpfel sind häufig nur im Phasenkontrast nachzuweisen und schmal querelliptisch, teilweise auch zu dicht leiterförmig gestellten Schlitzen verengt. Einen ähnlichen Fall stark rückgebildeter Tüpfel liefert die zu den Caesieen gehörige Chamaescilla, bei der die Wände der subperipheren Endospermzellen dicht von rundlichen, staubfeinen Tüpfeln, deren Durchmesser unter 1 µ liegt, übersät sind, wogegen in den inneren Endospermteilen die Wandverdickung fast ganz auf ein Gitter diagonal verlaufender Mikrofibrillenbündel reduziert ist und die Tüpfel den Gittermaschen entsprechen. Die Radialwände der peripheren Endospermschicht sind weder bei Chamaescilla noch bei Thysanotus isantherus und Th. patersonii getüpfelt oder skulpturiert.

Der Embryo ist zumeist gut entwickelt, schlank zylindrisch und nimmt die Längsachse des Endosperms zu 3/4 oder fast ganz ein (Abb. 18). Bei Aphyllanthes, Astelia, den Caesieen, Dianellaceen und den sogenannten "Johnsonieen" ist er gerade oder nur wenig (ausnahmsweise bis gegen 30°) gekrümmt, bei Cordyline, Thysanotus und den Anthericeen ist er hingegen stets kräftig gebogen; sein Krümmungswinkel beträgt bei Anemarrhena, Anthericum, Chlorophytum, Echeandia, Paradisia sowie Thysanotus isantherus und Th. multiflorus (30°-) 60° - 90°, während die überlangen Embryonen von Arthropodium und Dichopogon ähnlich jenen der Küchenzwiebel schneckenförmig eingerollt sind und dabei eine bis eineinhalb Schraubenwindungen ausführen.

Verhältnismäßig kurze Embryonen von ungefähr der halben Endospermlänge finden sich bei Astelia und Excremis, gelegentlich auch bei Chamaescilla und anderen Caesieen,

Dianella und Thysanotus, während Alania, Caesia und Sowerbaea regelmäßig Zwergembryonen zu führen scheinen.

Familiengliederung und Verwandtschaftsverhältnisse. Eine angemessene Gliederung dieses Formenkreises hat neben den bekannten Habitus-, Blüten- und Fruchtmerkmalen vor allem die Pollenmorphologie und Samenanatomie zu berücksichtigen. Dagegen erscheinen die gametophytischen Merkmale in dieser Familiengruppe, abgesehen von Dianella oder den Dianellaceen, recht einheitlich, soweit die spärlichen Untersuchungen einen Schluß gestatten.

(a) Verkorkte Kristallidioblasten vorhanden oder fehlend. Antheren intrors. Pollen unisulcat. Fruchtknoten mit zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Frucht eine Beere oder (nur Milligania) fachspaltige Kapsel. Samen mit sehr dicker (100 - 160 μ), glänzend schwarzer, epidermaler Krustenschicht, farblosem, nicht kollabierendem I. I. und dünnwandigen, nicht getüpfelten Endospermzellen; Teilung der Pollenmutterzelle sukzedan. Deckzellen werden abgegliedert.

1. Die Asteliaceen - Astelieen (Milliganieen). Rosettenstauden mit kurzem Rhizom, wohl ohne sekundäres Dickenwachstum. Blüten zwitterig oder zweihäusig, nicht vom Pedicellus abgegliedert, mit freien oder kurz röhrig verwachsenen Tepalen. Filamente fadenförmig oder am Grund etwas verbreitert. Pollen spinulös. Griffel fast fehlend oder kurz säulen- bis fadenförmig, oder drei kurze Styluli. Samen (nur von Astelia gesehen) anatrop, mit gerader Achse (Abb. 18). Embryo gerade, ein Drittel bis halb so lang wie das Endosperm (einen verhältnismäßig langen Embryo soll Milligania besitzen). Chromosomen-Grundzahl (nur von Astelia bekannt): n = 8. - Drei Gattungen. Der Fruchtknoten von Astelia wird als syn- oder parakarp angegeben. DELPINO (1903) führt die Gattung unter den Carpadeniae auf.

Die Astelieen zeigen Anklänge an mehrere, nicht unmittelbar miteinander verwandte Familien der asparagoiden Liliifloren, aber sehr eng scheinen diese Beziehungen nicht zu sein. Sie bekunden sich in den folgenden Merkmalen:

Verkorkte Kristallidioblasten sind offenbar recht selten. ROHERT und ZALENSKI (1899) fanden solche nur bei einer Art, Astelia banksii. Andrerseits ist diese Art wegen den fehlenden Raphidenzellen bemerkenswert. Verkorkte

Kristallzellen bei gleichzeitig fehlenden Raphiden gibt es unter den asparagoiden Liliifloren sonst nur bei Phormium.

Im Gegensatz zu allen asparagoiden Liliifloren bis auf Doryanthes, Xanthorrhoea und die Hypoxidaceen führen die Stomata von Astelia (nicht die von Milligania) zwei deutliche Nebenzellen (STEBBINS und KHUSH 1961).

Schließ- und Nebenzellen von Astelia enthalten konstitutionelles Öl, aber im Gegensatz zu jenen der Nolineen anscheinend nur im Winter (ZIEGENSPECK 1944).

Die zweihäusigen Blüten und sehr kurzen Griffel gemahnen an die Nolinaceen, während

die fein bedornten Pollen außerdem bei Smilax, den Philesiaceen, Aphyllanthes und einigen Lomandra-Arten wiederkehren, von denen sich namentlich die zuletzt genannte Gattung durch ihre Zweihäusigkeit und die kurzen Griffel Astelia nähert.

Die ungewöhnlich mächtige Phytomelankruste der Samenschale erinnert an Cordyline, die Dianellaceen, Geitonoplesium und die Hypoxidaceen.

2. Die Asteliaceen - Cordylineen. Schopfbäume mit sekundärem Dickenwachstum. Blüten zwitterig, vom Pedicellus abgegliedert, aber - im Gegensatz zu den Dracaenaceen - nicht in ein Perikladium verlängert (GATIN 1920), mit fast freien oder meist kurz röhrig verwachsenen, häufig blauvioletten Tepalen. Filamente fadenförmig oder verbreitert. Pollen ohne Spinulae. Griffel gewöhnlich faden-, nur bei Cohnia kurz säulenförmig. Samen (nur von Cordyline gesehen) fast kampylotrop. Embryo sichelförmig gebogen, die Länge des Endosperms zu 4/5 oder fast ganz einnehmend. Chromosomen-Grundzahl (nur von Cordyline bekannt): n = 19. - Zwei Gattungen. Cordyline gilt als nahe Verwandte der Dracaenaceen, doch stehen den gemeinsamen Merkmalen (Habitus, sekundäres Dickenwachstum, Beerenfrüchte, perikline Teilungen in der Nuzellusepidermis, Chromosomen-Grundzahl) einschneidende Unterschiede in erstaunlicher Zahl gegenüber. Eine Zusammenstellung der bei Cordyline und den Dracaenaceen divergierenden Merkmale, vor allem der gametophytischen, bringt WUNDERLICH (1950, S. 493). Diesen lassen sich einige weitere anreihen:

C o r d y l i n e besitzt positiv geotrope Stolonen (ARBER 1925), die den Dracaenaceen fehlen.

Auch besitzen die Cordylineen, soweit bekannt, neben unverkorkten Raphidenzellen wenigstens in der Sproßachse verkorkte Kristallzellen mit Pseudoraphiden, während D r a c a e n a und S a n s e v i e r i a nur die gewöhnlichen, unverkorkten Raphidenzellen aufweisen.

Bei den Dracaenaceen gibt es weder blaue noch blauviolette Blüten.

Schließlich trennen die fast kampylotropen Samen, die schwarzkrustige Samenschale, das niemals rotbraun gefärbte I. I., das aus dünnwandigen, ungetüpfelten Zellen bestehende Endosperm und der verhältnismäßig lange Embryo C o r d y l i n e durchgreifend von den Dracaenaceen.

(b) Verkorkte Kristallzellen fehlen. Antheren intrors oder mit apicalem Porus. Pollen (ob immer?) trichotomsulcat. Fruchtknoten mit zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Frucht eine Beere oder Kapsel. Samen mit sehr dicker (60 - 120 μ), schwarzer, epidermaler Krustenschicht, farblosem oder gelblich tingiertem, vollständig zusammengedrücktem I. I. und dünnwandigen, nicht getüpfelten Endospermzellen. Teilung der Pollenmutterzelle nach PALM (1920) simultan. Die primäre Archesporzelle gliedert keine Deckzelle ab.

3. D i e D i a n e l l a c e e n. Rosettenstauden oder schopfig belaubte Sträucher ohne sekundäres Dickenwachstum mit zweizeilig gestellten Laubblättern. Blüten zwitterig, vom Pedicellus abgegliedert und gelegentlich in ein Perikladium verlängert. Tepalen frei, meist blau. Filamente angeschwollen oder wollig behaart. Pollen ohne Spinulae. Griffel fadenförmig. Samen (von allen drei Gattungen gesehen) anatrop, mit gerader oder fast gerader Achse. Embryo ein Drittel bis fast so lang wie das Endosperm. Chromosomen-Grundzahl: n = 8 (D i a n e l l a) oder n = 9 (S t y p a n d r a). - Trotz deutlicher Beziehungen zu den Astelieen und Caesieen sind die Dianellaceen eine recht selbständige und leicht kenntliche Familie. Ihre Blüten besitzen keine Nektarien und sind nach DELPINO (1903) Pollenblumen. In einigen Merkmalen erinnert diese Familie an die Geitonoplesieen und sogar mit den Tecophilaeaceen bestehen Übereinstimmungen, aber im ganzen sind die Unterschiede zwischen diesen und den Dianellaceen doch zu gravierend,

als daß von einem nahen verwandtschaftlichen Zusammenhang die Rede sein könnte.

(c) Verkorkte Kristallzellen fehlen. Antheren intrors, nur bei Agrostocrinum mit apicalem Porus. Pollen uni-, selten trichotom-sulcat[1] oder spiraperturat. Fruchtknoten mit zahlreichen oder nur zwei Samenanlagen in jedem Fach, sehr selten nur mit einer. Frucht eine fachspaltige Kapsel (ausgenommen Corynotheca und Tricoryne). Samen mit mäßig bis sehr dicker, (14 bis etwa 100 μ), schwarzer, epidermaler Krustenschicht, meist farblosem oder gelblichem, vollständig kollabiertem I.I. und dick- oder dünnwandigem, getüpfeltem oder nicht getüpfeltem Endosperm. Teilung der Pollenmutterzelle sukzedan. Deckzellen werden abgegliedert.

4. Die Anthericaceen - Anthericeen. Rosettenstauden mit kurzem Rhizom und aufrechten Blütenständen. Blüten zwitterig (nur Terauchia hat einhäusige Blüten, aber die Samen dieser Gattung sind mir unbekannt und ihre Zugehörigkeit zu dieser Tribus ist fraglich), meist vom Pedicellus abgegliedert und häufig in ein Perikladium verlängert. Tepalen gleich oder (Arthropodium, Dichopogon) die inneren breiter und am Rand gewellt oder gefranst, frei oder selten am Grund kurz verwachsen, weiß, rosa oder gelb, nie blau, nach dem Verblühen nicht zusammengedreht. Filamente gewöhnlich fadenförmig, kahl oder (Arthropodium) bärtig. Pollen soweit bekannt unisulcat und ohne Spinulae. Griffel fadenförmig. Fruchtknoten mit 4 bis zahlreichen, selten (Anemarrhena und, wenn hierher gehörig, Alectorurus) nur mit 2 Samenanlagen in jedem Fach. Samenachse schwach gekrümmt oder (Arthropodium, Dichopogon) stark kampylotrop, nur bei Chlorophytum fast gerade. Epidermale Phytomelankruste mäßig (14 - 40 μ) dick. Endospermzellen mit mäßig bis stark verdickten Wänden, sehr kleinen, unter 2 μ breiten und gröberen, schmal querelliptischen oder durchwegs größeren, 2 - 6 (- 8) μ breiten, rundlichen Tüpfeln (Arthropodium, Chlorophytum, Dichopogon). Embryo stets mehr oder weniger gebogen, drei Viertel bis fast so lang wie das Endosperm oder bei Arthropodium und Dichopogon schraubig eingerollt und länger als dieses. Chromosomen-

---

[1] ausnahmsweise auch tetrachotom-sulcat.

Grundzahl: n = 7, 8, (10), 11. - Aus dieser über alle Erdteile verbreiteten Tribus untersuchte ich Samen der Gattungen Anemarrhena, Anthericum, Arthropodium, Chlorophytum, Dichopogon, Echeandia und Paradisia (Abb. 18). Die beiden in Australien und auf südwest-pazifischen Inseln beheimateten Gattungen Arthropodium und Dichopogon (Abb. 1) fallen etwas aus der Tribus heraus. Ihre ungleichen Tepalen und die Samenmerkmale sprechen für eine nahe Verwandtschaft mit Thysanotus, die bärtigen Filamente erinnern an Simethis, Stypandra und Tricoryne und die Chromosomen-Grundzahl beträgt bei Arthropodium und Dichopogon wie bei Anemarrhena und Chamaescilla n = 11. Für den Einschluß dieser Gattungen in die Anthericeen sprechen die Embryosack-Haustorien, die bei Arthropodium so gut wie bei allen daraufhin untersuchten Gattungen dieser Tribus regelmäßig vorkommen.

5. Thysanotus. Zwischen den Anthericeen, zumal Arthropodium und Dichopogon einerseits und den Caesieen auf der anderen Seite, vermittelt die Gattung Thysanotus. Sie ist ähnlich Arthropodium und Dichopogon durch ungleiche Tepalen ausgezeichnet, von denen die äußeren ganzrandig, die inneren gefranst sind, sowie durch stark kampylotrope Samen, weicht aber durch die häufig nach Art der Caesieen blauen Blüten, die biovulaten Fächer des Fruchtknotens, das Vorkommen von Eläosomen und dünnwandiger, kaum getüpfelter Endospermzellen sowie die nicht schraubig eingerollten, manchmal ziemlich kurzen Embryonen davon ab (Abb. 1).

6. Die Anthericaceen - Caesieen. Von Thysanotus wie den Anthericeen unterscheiden sich die Caesieen durch die postfloral schraubig zusammengedrehten Tepalen, das gelegentliche Vorkommen von Spaltfrüchten oder Nüssen, die anatropen Samen mit stets gerader Achse und ebensolchem Embryo sowie die kräftige, 40 - 80 µ dicke Phytomelankruste. Von den Anthericeen divergieren sie außerdem durch ihre gewöhnlich blauen Blüten, den gelegentlichen Besitz eines Eläosoms (Abb. 19), die dünnwandigen, nicht oder undeutlich getüpfelten Endospermzellen und den nur die Hälfte bis höchstens drei Viertel der Endospermlänge einnehmenden oder (Caesia parviflora) zwergigen Embryo, von Thysanotus schließlich durch die gleichartigen Tepalen. Gewöhnlich sind die Tepalen frei, eine Ausnahme macht nur Agrostocrinum, bei dem sie in eine kurze, glokkige Röhre verwachsen sind; diese Gattung fällt außerdem durch

ihre nach Art von Dianella und den Tecophilaeaceen poriciden Antheren aus der Tribus heraus. Die Filamente sind in der Regel kahl, nur bei Tricoryne sind sie unter den Antheren wollig behaart. Die Zahl der Samenanlagen beträgt meist nur 2 in jedem Fach des Fruchtknotens, bloß Chamaescilla und Pasithea führen mehrere Samenanlagen. Für Liliifloren ungewohnte Fruchttypen gibt es bei Corynotheca und Tricoryne; die eine Gattung besitzt einsamige Nüsse, die andere in 3 einsamige Teilfrüchtchen zerfallende Spaltfrüchte. Mitunter (Caesia parviflora) tragen die Samen am Hilum (oder der Mikropyle?) ein Eläosom. Die Chromosomenzahl ist nur von Chamaescilla bekannt und beträgt hier n = 11. - Aus dieser rein südhemisphärischen Tribus untersuchte ich Samen von Caesia, Chamaescilla und Tricoryne.

8. Gewisse Beziehungen zu den Caesieen zeigt die westmediterrane Gattung Simethis. Ihre Tepalen sind allerdings weder blau, sondern weiß und rosa überlaufen, noch nach der Anthese schraubig zusammengedreht. Auch erreicht der Embryo ähnlich wie bei vielen Anthericeen die Länge des Endosperms. Simethis wird gewöhnlich für eine nahe Verwandte von Anthericum gehalten, dem es ähnlich sieht, doch sprechen die oberwärts verdickten und behaarten Filamente, die biovulaten Fächer des Fruchtknotens, die gerade Samenachse, die extrem dicke Phytomelankruste und die dünnwandigen Endospermzellen ganz entschieden gegen eine Zugehörigkeit zu den Anthericeen. Von diesen und wohl ebenso von den Caesieen weicht Simethis durch ihren Gehalt an Anthrachinon (HEGNAUER 1959) ab; die von HEGNAUER daraufhin vermutete Verwandtschaft mit den Anthrachinon-reichen Asphodeleen wird durch die Samenmerkmale freilich nicht bestätigt.

9. Die sogenannten "Johnsonieen" lassen sich zusammen mit den Anthericeen und Caesieen auf eine gemeinsame Wurzel zurückführen, nur handelt es sich bei ihnen weit weniger als bei den vorangehenden Triben um eine natürliche Einheit; auf Grund ihrer höchst uneinheitlichen Samenmerkmale halte ich sie vielmehr für konvergent abgewandelte Endglieder verschiedener Entwicklungslinien. So läßt sich Arnocrinum mit seinen blauen und im Gegensatz zu den übrigen "Johnsonieen" postfloral schraubig verdrehten Tepalen zwanglos an die Caesieen anhängen, doch habe ich die Samen dieser Gattung nicht gesehen. Soweit mir ihre Samen bekannt sind, zerfallen die "Johnsonieen" in drei distinkte Gruppen, von denen vermutlich einer jeden Tribusrang

gebührt."

(a) Johnsonia. Die reifen Samen sind nach BENTHAM und HOOKER (1883) glänzend schwarz, eiförmig, führen ein großes "Strophiolum" und einen die halbe Länge des Endosperms einnehmenden Embryo. An den von mir untersuchten Samen stellte sich das "Strophiolum" als ein am Hilum entspringendes Eläosom heraus, das im wesentlichen mit dem von Caesia parviflora übereinstimmt. Die Samen sind anatrop und das mehrschichtige Ä.I. kollabiert vollständig. Die äußere Epidermis besteht aus in der Aufsicht polygonalen Zellen mit geraden Radialwänden. Diese Zellen sind isodiametrisch oder nur ein wenig abgeplattet; ihr Volumen wird fast ganz von der mächtigen Außenwand ausgefüllt. Im Gegensatz zu den anderen, von mir untersuchten "Johnsonieen" sind die Außenwände der äußeren Epidermis eben. Ähnliche Samen hat nach der Beschreibung von KRAUSE in ENGLER (1931) auch Hensmania.

(b) Alania und Borya stimmen durch ihre anatropen, rundlich bis länglich eiförmigen Samen mit Johnsonia überein, allerdings fehlt ihnen das Anhängsel und ihr Ä.I. ist sehr wenig-, bei Alania gracilis sogar nur zweischichtig. Die äußeren Epidermiszellen sind im Gegensatz zu Johnsonia meist schwach längs gestreckt, in der Aufsicht erscheinen sie bei Borya polygonal mit geraden Radialwänden, während diese bei Alania buchtig gewellt sind und dadurch von jenen der übrigen "Johnsonieen" abweichen. Ihre Außenwände sind schwach (Alania) bis kräftig (Borya) konvex. Beide Gattungen sind unter den daraufhin untersuchten "Johnsonieen" durch die allseitig gleichmäßig verdickten Wände der äußeren Epidermiszellen des Ä.I. ausgezeichnet. Außerdem werden die verdickten und durch Einlagerung von Phytomelan geschwärzten Wände von feinen (Alania) oder groben (Borya), strahlig vom Lumen ausgehenden, hyalinen Kanälen durchzogen. Den Embryo habe ich nur bei Alania gesehen; hier ist er kugelig und winzig klein.

(c) Bartlingia und Sowerbaea (Abb. 18). Die verhältnismäßig kleinen Samen sind im Gegensatz zu jenen der anderen "Johnsonieen" atrop und scharfkantig tetraedrisch oder kurz pyramidenförmig. Ein Anhängsel fehlt ihnen. Das Ä.I. besteht bei Bartlingia aus sehr weni-

gen, bei Sowerbaea wohl nur aus zwei Zellschichten. Die Zellen der äußeren Epidermis sind nicht längs gestreckt und erscheinen in der Aufsicht regelmäßig 5 bis 7-eckig mit geraden Radialwänden. Dies erinnert an Johnsonia, jedoch sind die Außenwände nicht wie bei dieser eben, sondern breit gewölbt (Bartlingia) oder in stumpfe Papillen (Sowerbaea) ausgezogen. Wie bei Johnsonia entsteht die Krustenschicht fast allein aus der sehr mächtigen Außenwand dieser Zellen. Bartlingia führt einen wohl entwickelten, Sowerbaea einen zwergigen Embryo.

Dieser Vielgestaltigkeit der Samenmerkmale entspricht bei den "Johnsonieen" eine gewisse Variabilität der Pollen. Arnocrinum und Johnsonia sind durch trichotom-sulcate, Johnsonia gelegentlich auch durch tetrachotom-sulcate Pollen ausgezeichnet, während die von Borya und Sowerbaea unisulcat sind (ERDTMAN 1952).

10. Aphyllanthes ist die am stärksten abgeleitete Gattung aus diesem Formenkreis. Der binsenartige Habitus, bedingt durch die Reduktion der Laubblätter zu trockenen Kataphyllen und die zur Assimilation befähigten, schaftartigen Blütenstandsstiele, wird freilich schon von einigen Caesieen (Tricoryne-Arten) vorweggenommen. Ähnliches gilt für die trichterförmig verwachsenen Tepalen, die u.a. bei Arnocrinum, Borya und Johnsonia wiederkehren. Dagegen gibt es für die nur eine Samenanlage führenden Fruchtknoten-Fächer bei den verwandten Triben keinen Vergleich, wenn man vom gelegentlichen Vorkommen dieses Merkmals bei Corynotheca absieht. Die markanteste Besonderheit von Aphyllanthes ist indessen die schraubige Apertur der fein spinulösen Pollen. Ähnliche Pollen gibt es unter den Liliifloren nur bei manchen Lomandra-Arten (ERDTMAN 1952). Die Ähnlichkeit der westmediterranen Gattung Aphyllanthes mit den rein australischen "Johnsonieen" beruht im wesentlichen auf Konvergenz. Für näher verwandt halte ich Simethis und auch Ixiolirion. Allerdings ist der Teilungsmodus der Pollenmutterzelle von Aphyllanthes (und Simethis) unbekannt. Letzten Endes scheinen aber auch diese zusammen mit den Anthericeen, Asphodeleen, Caesieen und "Johnsonieen" auf eine gemeinsame Wurzel zurückzugehen. Dagegen scheinen mir die von TACHTADSCHAN (1959) postulierten Beziehungen zwischen Aphyllanthes und den Eriocaulaceen wenig wahrscheinlich.

VIII. Die Asphodelaceen.

Nach Habitus und Blütenmerkmalen schließen sich die Gattungen um Aloe und Asphodelus eng an die vorangehenden Familien an; berücksichtigt man aber die verborgenen Merkmale, dann ergeben sich mehrere, zum Teil recht gravierende Unterschiede. Besonders eindringlich zeichnet sich die tiefe Kluft zwischen den vorangehenden und den hierher gerechneten Gattungen in den gametophytischen und den Samenmerkmalen ab.

Samenmerkmale. Die Samen der Asphodelaceen neigen in noch höherem Maß als die der Anthericaceen dazu, den Hohlraum der Kapselfächer sparsam auszunützen. Dadurch ergeben sich die für diese Familie bezeichnenden, scharfkantigen Samenformen. Die Anpassung an die Platzverhältnisse in der Frucht wird bei den Gattungen mit nur 2 nebeneinander stehenden Samen in jedem der drei Fruchtfächer, wie zum Beispiel Asphodelus, am deutlichsten. Hier nähert sich die Gestalt der Samen einem Kugelsektor mit gleichseitig dreieckigem Querschnitt. Diese Querschnittsform ist auch bei den Gattungen mit mehrsamigen Fruchtfächern verbreitet; ihre Samen nehmen gewöhnlich die Form eines unregelmäßigen, etwas in die Länge gezogenen Tetraeders an.

Nicht selten geben die scharfen Kanten den Anstoß für das Auswachsen des Ä.I. in Flügel. Besonders bei den Aloineen, aber auch bei Bulbine, Bulbinella und Eremurus sind geflügelte Samen verbreitet. Die einfachsten und wohl auch ursprünglichsten Verhältnisse finden sich bei Aloe arborescens, deren Samen auf den 3 Längskanten einen schmalen Flügelsaum tragen. Bei im Querschnitt gleichseitig dreieckigen Samen sind auch die Flügelsäume annähernd gleichmäßig entwickelt, doch besteht eine ausgeprägte Neigung, von den 3 Flügeln einen zu reduzieren. Mitunter zieht die Rückbildung des einen Flügels weitere Änderungen im Bauplan nach sich:

(a) Die nicht reduzierten Flügen werden gefördert und verwachsen in einen den Samen ringförmig einschließenden Flügelsaum;

(b) Die geförderten Flügel stellen sich in eine Ebene ein. Der rückgebildete Flügel steht darauf senkrecht. Das läßt einen gleichschenklig-dreieckigen Samenquerschnitt erwarten, wie ihn beispielsweise Bulbine namaensis aufweist.

(c) Von hier aus ist es nur noch ein kleiner Schritt zu den flach scheibenförmigen Samen von Aloe variegata und Haworthia margaritifera.

Außerdem gibt es nur am Chalazaende oder beidendig geflügelte Samen; in diesem Fall übertrifft der chalazale Flügel stets den mikropylären an Größe. Eine Rückwirkung auf die Gestalt der Samen haben diese terminalen Flügel, wie ich sie bei Eremurus stenophyllus und Gasteria nitida (Abb. 20) vorfand, nicht.

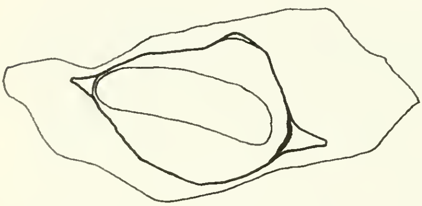


Abb. 20: Längsschnitt durch einen Samen von Gasteria nitida. 12 mal vergrößert.

Zwei Gattungen, Glyphosperma und Verinea [1], besitzen grob skulpturierte, kugelsektorförmige Samen mit einer Reihe von (2 -) 3 grubigen Vertiefungen auf jeder der drei Begrenzungsflächen. Auf den ebenen Flächen sind die Vertiefungen rundlich, auf der gewölbten Seite sind sie quer gestreckt oder sie lösen sich in zwei nebeneinander liegende, rundliche Mulden auf. In Gestalt von drei flachen Querrinnen findet sich diese Skulptur auch an den Samen von Asphodeline angedeutet, allerdings nur auf der gewölbten Seite.

Die Samenanlagen dieser Familie sind atrop oder unvollständig anatrop; die heranwachsenden Samen behalten diese Gestalt bei. Die Samenachse bleibt bei den Aloineen, den Gattungen um Bulbine und bei Kniphofia vollkommen gerade; bei den übrigen ist sie schwach gekrümmt und weicht dabei um 20 bis 45° von der Geraden ab; eine noch stärker gekrümmte Achse beobachtete ich nur bei Trachyandra arvensis.

Die Länge der Samen beträgt 2 - 5,5 mm, ihr Durchmesser

---

[1] Verinea fistulosa (L.)Pomel = Asphodelus fistulosa L.

liegt zwischen 1,2 und 3 mm; in diesen Maßen sind die Flügel eingeschlossen. Wesentlich größere Samen kenne ich nur von Aloe variegata. Ihre Länge schwankt zwischen 7 und 12 mm, ihre Breite zwischen 9 und 20 mm.

Die Samenanlagen der Asphodelaceen sind wie die der allermeisten Monokotyledonen bitegmisch, doch entsteht am distalen Ende des Funiculus ein Ringwall, der an der Samenanlage entlang wächst (STENAR 1928, SCHNARF 1929) und sie wie ein weiteres Integument behüllt. Gewöhnlich ist dieser sogenannte Arillus gut entwickelt und mehrere Zellenschichten dick, doch kommt es wiederholt und unabhängig voneinander zu Rückbildung auf nur 2 Zellschichten, namentlich bei Asphodelus, Verinea und wohl auch Bulbinella und Bulbinopsis. Der Arillus besteht aus isodiametrischen oder mehr oder weniger abgeflachten, am reifen Samen meist leeren Zellen, nur in den mittleren Schichten sind häufig stark vergrößerte, Raphiden führende Zellen eingestreut. Die Wände der Arilluszellen sind dünn bis sehr dünn, nur die Außenwand seiner äußeren Epidermis ist erwartungsgemäß etwas verdickt. Bis auf wenige Ausnahmen zeichnet sich im Arillus die Tendenz zu einer schichtweisen Differenzierung des Gewebes ab. Diese bekundet sich oft nur in der Farblosigkeit der äußeren Epidermis und zum Teil auch der angrenzenden Zellschicht, im Gegensatz zu den von dünnen, rotbraunen Wandbelägen ausgekleideten, sonst aber meist leeren Zellen der inneren Schichten. Dafür liefern viele Aloen sowie Eremurus und Verinea Beispiele. Nicht selten ist mit dieser Schichtgliederung ein Kollabieren der Außenepidermis oder der gefärbten, inneren Schichten verbunden.

Die am stärksten differenzierten Arillusgebilde gibt es bei Bulbine und den ihr nahestehenden Gattungen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Vertretern dieser Familie sind hier häufig auch die Zellwände der peripheren Schichten kräftig braun gefärbt, während die der inneren Epidermis meist farblos bleiben. Aber vor allem ist Bulbine nebst ihren Verwandten durch die von Lipoidplasma prall angefüllten Zellen der inneren Arillus-Epidermis ausgezeichnet. Schließlich verrät sich die reiche Gliederung des Arillus bei diesen Gattungen in den hyalinen, kreisrunden oder elliptischen Fenstern im braunen Wandbelag der außerhalb der Lipoidschicht gelegenen Zellen, soweit diese nicht kollabieren. Bei einer noch unbeschriebenen Trachyandra aus Südwest-Afrika sind die an sich dunkelbraunen Wände der inneren Epidermiszellen des Arillus von ähnlichen, aber feineren, hyalinen Po-

ren durchsetzt.

Der Arillus einiger Arten weicht von den beschriebenen Verhältnissen durch eine fehlende oder mangelhafte Schichtgliederung ab. Zu diesen gehören Gasteria nitida und Glyphosperma palmeri, deren Arilluszellen durchwegs von dünnen, braunen Plasmabelägen ausgekleidet sind, Aloe variegata mit einem einheitlich farblosen Arillus, dessen mittlere Schichten etwas Stärke führen, sowie Kniphofia mit einem wasserlöslichen, purpurnen Farbstoff in den die Wände der Arilluszellen auskleidenden Plasmaresten. Im Arillus von Aloe variegata und Kniphofia fehlen die braunen, gegen chemische Einflüsse sehr widerstandsfähigen Farbstoffe.

Die Außenepidermis des Arillus besteht aus in der Aufsicht vorwiegend hexagonalen, isodiametrischen oder zumal auf den Flügeln häufig radial gestreckten Zellen mit geraden, antiklinen Wänden. Gewöhnlich sind die Epidermiszellen gleichartig, nur bei Trachyandra arvensis finden sich in die überwiegend aus farblosen und leeren Zellen bestehende Epidermis einzelne, von leuchtend rotbraunen Massen prall ausgefüllte Zellen eingestreut, deren Inhalt eine starke Anthrachinon-Reaktion zeigt.

Das Ä.I. gliedert sich in die äußere Epidermis, aus der bei der Reife die spröde Phytomelan-Kruste hervorgeht, und das darunter liegende, davon scharf abgesetzte, heller oder dunkler braun gefärbte Gewebe. Die Zellen der äußeren Epidermis sind wie bei den Anthericeen isodiametrisch bis leicht abgeflacht und erscheinen in der Aufsicht poly- und zwar meist hexagonal; ihre antiklinen Wände sind gerade. Die Dicke der epidermalen Krustenschicht beträgt 14 - 30 μ. Von der äußeren Epidermis abgesehen, besteht das Ä.I. am reifen Samen aus mehr oder weniger abgeflachten, selten (Aloe arborescens) zum Teil auch isodiametrischen Zellen mit leeren oder fast leeren Lumina, sofern es nicht vollständig kollabiert, was unter anderem bei Eremurus, Glyphosperma, Kniphofia, Trachyandra und Verinea die Regel ist. Der Plasmainhalt dieser Zellen geht fast restlos in dem dünnen, goldbraunen bis rotbraunen Wandbelag auf, der die Zellen auskleidet.

Die Asphodelaceen besitzen unter den Liliifloren eines der am stärksten rückgebildeten I.I. Es ist zu einem farblosen, höchstens 1 μ dicken Häutchen zusammengeschmolzen und verrät kein Zeichen seiner ursprünglich zellulären Gliederung mehr.

Häufig läßt es sich an den reifen Samen nur dank der abweichenden Färbbarkeit der es einschließenden Cuticulae sicher nachweisen.

Ihrem Endosperm nach schließt sich diese Familie zwanglos an die Anthericeen an. Es besteht in den inneren Schichten vorwiegend aus isodiametrischen, in den peripheren meist aus mäßig radial gestreckten Zellen; allerdings ist die Radialstreckung nur an den Flächen ausgeprägt, wogegen das in die Kanten vorspringende Endosperm gewöhnlich aus isodiametrischen Zellen besteht. Als Speicherstoffe spielen Aleuron und fette Öle die Hauptrolle; daneben finden sich bei allen untersuchten Arten wenigstens Spuren von Reservezellulose, doch steht die dadurch bedingte Wandstärke der von den Anthericeen gewohnten merklich nach. Nur bei Bulbine annua, B. frutescens, Bulbinopsis und Glyphosperma beobachtete ich kräftigere Endospermwände, die sich mit jenen der genannten Tribus vergleichen lassen.

Trotz seiner verhältnismäßig dünnen Zellwände ist das Endosperm gewöhnlich getüpfelt, wenigstens andeutungsweise. Allerdings sind die Tüpfel bisweilen nur im Phasenkontrast sichtbar. Bei den Gattungen und Arten mit verhältnismäßig kräftigen Zellwänden finden sich einerseits ziemlich kleine, doch nicht unter 1 μ breite, rundliche, in weiten Abständen angeordnete Tüpfel und außerdem größere, eiförmige (Bulbine frutescens), quer elliptische und selbst schlitzförmige (Bulbinopsis, Glyphosperma), die die Wände zu einem großen Teil einnehmen und die Wandverdickung auf ein grobmaschiges (Bulbine frutescens) oder engsprossig-leiterförmiges Netz zurückdrängen. Diese Tüpfelungsmuster kehren bei den Gattungen mit dünnwandigen Endospermzellen wieder, nur gesellen sich hier zwei Abwandlungen hinzu:

(a) die verhältnismäßig kleinen Tüpfel rücken enger zusammen und geben ihren rundlichen Umriß zugunsten eines querelliptischen bis schlitzförmigen auf, wie zum Beispiel bei Asphodelus.

(b) in einigen Gattungen treten in großer Zahl äußerst feine Tüpfel von einem Durchmesser um 0,5 μ auf. Bei manchen Aloe-Arten scheint es nur diese "Staubtüpfel" zu geben, bei Kniphofia uvaria und Verinea kommen sie zusammen mit größeren Tüpfeln vor.

Bis auf A l o e v a r i e g a t a fehlt dem Endosperm der hierher gehörigen Gattungen Stärke vollkommen. Auch bei der besagten A l o e kann von einem Stärkeendosperm keine Rede sein. Hier führen die meisten Endospermzellen, auch die der peripheren Schicht, kleine, kugelige Stärkekörner von 2 - 3 µ Durchmesser in mäßiger Zahl. Der Lipoid-Gehalt des Endosperms scheint durch das Vorkommen von Stärke nicht beeinflußt.

Allen Gattungen dieser Familie kommt ein kräftig ausgebildeter Embryo zu. Er nimmt wenigstens vier Fünftel der Endospermlänge ein und ist bei den streng atropen Samen (zum Beispiel der Aloineen) gerade; bei A s p h o d e l i n e, A s p h o d e l u s, E r e m u r u s, G l y p h o s p e r m a, T r a c h y a n d r a und V e r i n e a folgt der Embryo der Krümmung der Samenachse.

V e r w a n d t s c h a f t s v e r h ä l t n i s s e. In zahlreichen Merkmalen stimmen die Aloineen und vor allem die Asphodeleen mit den Anthericeen überein. Die wesentlichen Unterschiede wurden deshalb erst spät erkannt (STENAR 1928; SCHNARF 1929, 1944; SCHNARF und WUNDERLICH 1939). Wie in der vorigen Familiengruppe herrschen auch hier sympodiale Rosettenstauden mit terminalen Infloreszenzen vor, daneben gibt es Schopfbäume mit sekundärem Dickenwachstum und sogar Zwiebelpflanzen (C h o r t o l i r i o n). Allerdings erscheint, namentlich bei den Aloineen (ausgenommen K n i p h o f i a), aber auch bei T r a c h y a n d r a, die zu den Asphodeleen gehört, eine bezeichnende Neuerung: die den Sproßverband fortsetzende Erneuerungsknospe rückt in die Achsel des obersten Laubblattes und drängt durch ihr vorzeitiges Erstarken den seiner Anlage nach terminalen Blütenstand auf die Seite. Somit täuschen diese Gattungen monopodiale Rosetten vor, die es in Wirklichkeit bei den Aloineen nicht gibt (IRMISCH 1950).

Spindelförmige, als Speicherorgane dienende Wurzelknollen finden sich bei Aloineen und Asphodeleen, hier sogar besonders häufig. Auch die vom Pedicellus abgegliederten, in ein Perikladium ausgezogenen Blüten kehren bei den Asphodeleen wieder. Die Blütenblätter sind weiß, gelb oder rot gefärbt, niemals blau oder blauviolett; zu einer postfloralen Verdrehung kommt es so wenig wie bei den Anthericeen. Nektarien, Griffel und Öffnungsweise der Kapsel entsprechen ganz den Verhältnissen bei den Anthericeen, ebenso ein Teil der gametophytischen und der Samenmerkmale, wie die regelmäßige Abgliederung von Deckzellen, der dem Normaltypus folgende Embryosack und das helobial ge-

bildete Endosperm, die bei den meisten Anthericeen und Asphodeleen ähnliche Krümmung der Samenachse, die in beiden Triben sowie den Aloineen gleiche Dicke der Phytomelankruste und die sich in der Tüpfelung der Endospermzellen abzeichnenden Reduktionserscheinungen.

Diesen die Anthericeen mit den Asphodeleen und teilweise auch mit den Aloineen verbindenden Merkmalen stehen andererseits die folgenden Unterschiede gegenüber:

(a) Die bei den Anthericeen wie den allermeisten anderen Liliifloren verbreiteten Stereoidsaponine fehlen den Gattungen um Asphodelus vollständig und ebenso den meisten Aloineen. Diese führen an Stelle der Saponine reichlich Anthrachinon, das in besonderen Zellen (Aloinzellen) angehäuft wird (MÜNKNER 1925, SCHNARF 1944, HEGNAUER 1959).

(b) Im Gegensatz zu den anatropen bis kampylotropen Samen der Anthericeen sind die der Asphodeleen und Aloineen gewöhnlich atrop bis unvollständig anatrop (BAILLON 1894; STENAR 1928).

(c) die Pollenmutterzelle teilt sich simultan, nicht sukzedan wie bei den Anthericeen.

(d) Der den Samen wie ein drittes Integument umhüllende Arillus hat keine Ähnlichkeit mit den Eläosomen von Caesia und Johnsonia, obwohl er wie diese aus der Übergangszone von Funiculus und Samenschale hervorgeht.

(e) Den Gattungen um Aloe und Asphodelus scheinen Endosperm-Haustorien zu fehlen.

(f) Die Chromosomen-Grundzahl beträgt in dieser Familie einheitlich n = 7; nur die australische Gattung Bulbinopsis macht eine Ausnahme (n = 12 und 13). Die Grundzahl n = 7 gibt es zwar auch bei den Anthericeen, doch liegt sie in dieser Tribus häufig darüber.

Die Aloineen divergieren von den Anthericeen darüber hinaus durch den eigentümlichen Habitus mit den meist sukkulenten und perennierenden, oftmals dornig gezähnten Laubblättern, das gelegentliche Vorkommen von sekundärem Dickenwachstum sowie von verkorkten Raphidenzellen[1], die auf die Seite gedrängten

[1] Verkorkte Kristallbehälter sind bei den arboreszenten Liliiflo-

Blütenstände und die syntepalen (Ausnahmen: A l o i n e l l a und C h a m a e a l o e), nicht vom Pedicellus abgegliederten und häufig an Vogelbestäubung angepaßten Blüten, die bei H a w o r t h i a noch dazu stark zweilippig sind.

Ihrem teilweise (Asphodeleen) recht unspezifischen Habitus zum Trotz gehört diese Tribusgruppe zu den am besten gekennzeichneten der ganzen Liliifloren und sofern man nicht bewußt auf eine Familiengliederung verzichtet oder in irreführender Weise durch leicht zugängliche Einzelmerkmale gekennzeichnete Gruppen als Familien ausgibt, dann gebührt den Gattungen um A l o e, A s p h o d e l u s und B u l b i n e mit dem nämlichen Recht wie den Amaryllidaceen der Rang einer Familie, die den Namen Asphodelaceen zu tragen hat.

T r i b u s g l i e d e r u n g. Die 17 oder 18 hierher gehörigen Gattungen verteilen sich auf die folgenden Triben:

1. Die B u l b i n e e n. Infloreszenz deutlich aus der Mitte der Rosette entspringend. Laubblätter nur eine Vegetationsperiode ausdauernd und nicht sukkulent, seltener perennierend und fleischig. Blüten meist vom Pedicellus abgegliedert; Perikladium kurz. Tepalen frei, ausgebreitet. Antheren ohne Grübchen. Fruchtknoten mit 2 bis zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Samenachse und Embryo gerade. Innere Epidermis des Arillus als Lipoidschicht ausgebildet. - Zu dieser Tribus rechne ich die Gattungen B u l b i n e, B u l b i n e l l a und B u l b i n o p s i s. Ihr Wohngebiet ist Afrika, besonders das Kapland, Australien und Neuseeland. Das disjunkte Areal spricht für ein hohes Alter der Gruppe.

2. Die A l o i n e e n. Blütenstand meist auf die Seite gedrängt, nur bei K n i p h o f i a und N o t o s c e p t r u m mittelständig. Laubblätter häufig perennierend und fleischig. Blüten nicht vom Pedicellus abgegliedert, röhrig, meist ornithophil, mit verwachsenen oder selten freien Tepalen. Filamente mit den Antheren in einer grubigen Vertiefung verbunden. Fruchtknoten mit zahlreichen Sa-

---

← ren bis auf die Dracaenaceen (Seite 317) fast allgemein verbreitet; während jedoch diese Behälter in den übrigen Formenkreisen Pseudoraphiden führen, enthalten sie bei A l o e und G a s t e r i a regelrechte Raphiden mit rundlichem Querschnitt. Nur bei K n i p h o f i a gibt es scharfkantige, im Querschnitt quadratische Pseudoraphiden (ROHERT und ZALENSKI 1899).

menanlagen in jedem Fach. Samenachse und Embryo gerade. Arillus wie die ganze Samenschale ohne Lipoide. Samen nicht selten abgeflacht. - Das fast zusammenhängende Areal der Aloineen schließt die trockenen Gebiete von Afrika, Madagaskar, Arabien, die Kanarischen und Kapverdischen Inseln und vielleicht auch das südwestliche Mittelmeergebiet ein. Die Tribus scheint im südlichen Afrika aus Bulbine-ähnlichen Vorfahren hervorgegangen zu sein.

3. Die Asphodeleen. Blütenstand mittelständig, nur bei Trachyandra auf die Seite gedrängt. Laubblätter nur eine Vegetationsperiode am Leben bleibend, nicht sukkulent. Blüten entweder nicht abgegliedert oder vom Pedicellus abgegliedert und dann häufig in ein langes Perikladium ausgezogen. Tepalen frei oder fast frei, ausgebreitet. Filamente mit den Antheren in einer grubigen Vertiefung verbunden. Fruchtknoten meist mit 2, nur bei Eremurus und Trachyandra mit mehreren Samenanlagen in jedem Fach. Samenachse und Embryo schwach bis mäßig gebogen. Arillus wie die ganze Samenschale lipoidfrei. - Zu dieser Tribus gehören die Gattungen Asphodeline, Asphodelus, Eremurus, Glyphosperma, Trachyandra und Verinea. Der Verbreitungsschwerpunkt der Asphodeleen liegt im Mittelmeergebiet, besonders dem östlichen, und reicht von da bis Mittelasien mit Vorposten in Westchina. Vom Hauptareal abgesprengt bewohnen Trachyandra Süd- und Ostafrika und das monotypische Glyphosperma Nordmexiko. Das Entstehungsgebiet der Asphodeleen ist ähnlich dem der Aloineen im südlichen Afrika zu vermuten, wo sich die Areale der drei hierher gehörigen Triben überlappen und die Gattung Trachyandra beheimatet ist, die in einzelnen Merkmalen an die Aloineen, wie an die Bulbineen erinnert. Im ganzen sind die Asphodeleen, zumal in ihren vegetativen Organen, viel weniger an bestimmte Lebensräume angepaßt als die Aloineen und verdanken wahrscheinlich gerade diesem Umstand ihren Fortbestand in den winterkalten Trockengebieten West- und Mittelasiens.

IX. Die Agavaceen.

Die Agaveen und Yucceen gehören zu den berühmtesten Beispielen für die Unbrauchbarkeit des freien oder mit dem Perigon verwachsenen Fruchtknotens zur Kennzeichnung von Liliifloren-Familien. Das stärkste Argument für die Zusammengehörigkeit dieser beiden Triben liefert ihr merkwürdiges Karyogramm (MC KELVEY und SAX 1933, WHITAKER 1934, CAVE 1948),

doch bestätigen die gametophytischen Merkmale (SCHNARF 1929, 1931; WUNDERLICH 1938) und der Vergleich der Samen die nahe Verwandtschaft von Agave und Yucca nicht weniger überzeugend. Samen standen mir aus folgenden Gattungen zur Verfügung: Agave nebst Littaea und Manfreda, Furcraea, Hesperaloe, Samuela und Yucca.

Samenmerkmale: Wie schon bei der vorangehenden Familie beeinflussen die Platzverhältnisse in den stets vielsamigen Fruchtfächern durchwegs die Gestalt der Samen. Danach lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

(a) Die Samen sind zu flachen, halbkreisförmigen, halbeiförmigen oder abgerundet dreieckigen Scheiben von 3,5 - 12 mm Länge, 2,5 - 9 mm Breite und nur 0,5- 1,8 mm Dicke zusammengedrückt. Diese Samenform kennzeichnet die ganzen Agaveen und unter den Yucceen Hesperaloe und Yucca sectio Chaenoyucca, nach der Beschreibung auch die Gattung Clistoyucca.

(b) Eine abweichende Samenform findet sich bei Samuela und Yucca sectio Sarcoyucca, die beide Beerenfrüchte besitzen. Die Samen können im Umriß mit jenen der vorigen Gruppe übereinstimmen, doch ist die Abflachung nie so ausgeprägt wie bei diesen und ihre Dicke liegt zwischen 2 und 4 mm. Die obersten und untersten Samen in jedem Fruchtfach sind gewöhnlich nur einseitig abgeplattet und dadurch ungefähr halbkugelig.

Jedes Fruchtfach enthält zwei nebeneinander stehende Kolumnen von wie Münzen in einer Geldrolle übereinander liegenden Samen. Diese sind waagrecht gelagert und, sofern sie scheibenförmig abgeflacht sind, ist ihre konvexe Seite gegen die Scheidewand gekehrt und die gerade Raphenseite der anderen Säule zugewendet.

Die Samen sind anatrop, häufig mit Neigung zu mäßiger Krümmung der Samenachse; meist ist diese um 30 - 60° abgewinkelt. Nur bei Manfreda, Samuela und den beerenfrüchtigen Yucca-Arten ist die Achse gewöhnlich gerade. Im Gegensatz zu den meisten anderen Liliifloren mit scheibenförmigen Samen sind die der Agaveen und Yucceen kaum geflügelt. Zwar ist auch hier das Ä.I. an den Schmalseiten etwas mächtiger als auf den Flächen und hebt sich vom Samenkörper ein wenig ab, wodurch ein unscheinbarer, meist kaum 1 mm breiter, nur bei Furcraea 2 mm breiter, den Samen rings umlaufender Haut-

rand entsteht.

Eine Möglichkeit, die Samen der Agaveen und der trockenfrüchtigen Yucceen anhand äußerer Merkmale zu unterscheiden, gibt es nicht. Allerdings sind die der trockenfrüchtigen Yucceen stets recht groß, meist 8 - 10 mm lang und ungefähr 8 mm breit, während bei den Agaveen häufig auch kleinere Samen vorkommen, zumal in den Gattungen oder Untergattungen Littaea und Manfreda. Viel sicherer lassen sich die Samen der beiden Gruppen mikroskopisch trennen.

Ihr Ä.I. besteht stets aus mehreren, bei Hesperaloe, Manfreda virginica und den beerenfrüchtigen Yucceen sogar zahlreichen (12 - 20) Zellschichten, von denen die äußerste, wie bei den vorhergehenden Familien, eine spröde Phytomelan-Kruste ergibt, deren Dicke bei den Agaveen 5 - 10 µ, bei den Yucceen 8 - 20 µ beträgt. Von außen gesehen erscheinen die Phytomelan-Zellen polygonal mit geraden, antiklinen Wänden, manchmal fast regelmäßig hexagonal, meistens so lang wie breit oder im Raphengebiet und an den Schmalseiten mäßig längs gestreckt. Bis auf die Außenepidermis besteht das Ä.I. aus mehr oder weniger abgeflachten, scheinbar leeren oder teilweise Spuren von farblosen, bei den Yucceen mitunter auch rotbraunem Plasma führenden Zellen.
Diese kollabieren bei den Agaveen gewöhnlich nicht, oder wenn es hier tatsächlich zu einer Zerdrückung von Zellschichten kommt, sind nur die inneren davon betroffen, nie dagegen die an die Außenepidermis angrenzenden. Die Zellwände sind durch einen dünnen Belag hellbraun gefärbt.
Anders die Yucceen. Bei ihnen - Samuela ausgenommen - werden die subperipheren, der Außenepidermis benachbarten Zellen stark zusammengedrückt und kontrastieren infolge ihrer kräftigen, braunen oder rotbraunen Wandbeläge mit dem weiter innen anschließenden großlumigen und dadurch viel heller erscheinenden Gewebe. Deshalb scheint in dieser Tribus, bei mäßiger Vergrößerung betrachtet, die schwarze Epidermis allmählich in die schwächer gefärbten inneren Zellschichten überzugehen, während bei den Agaveen das helle, großlumige Gewebe unvermittelt an die Phytomelankruste stößt. Auch finden sich im Ä.I. der Yucceen, vor allem bei jenen Arten, in denen es vielschichtig ausgebildet ist, des öfteren vergrößerte und ein Raphiden- oder Pseudoraphiden-Bündel führende Zellen. Die reifen Samen sind stets schwarz, nur Samuela macht eine Ausnahme. Bei ihr bildet sich keine epidermale Phytomelan-Kruste,

sondern das ganze Ä.I. bleibt farblos. Vollständig ausgereifte Samen habe ich von dieser Gattung nicht gesehen, aber wahrscheinlich zerfließt das Ä.I. bei der Reife wie bei vielen anderen, beerenfrüchtigen Liliifloren auch.

Äußerst merkwürdig sind die Samen der beerenfrüchtigen Yucceen Samuela und Yucca sectio Sarcoyucca wegen den Längsrippen und Flügeln, mit denen das Ä.I. in das Sameninnere vorspringt. Im ganzen trägt das Ä.I. ungefähr 12 - 24 schmale, der Samenachse parallele, strahlig nach innen ragende Leisten, von denen ein Drittel oder die Hälfte ziemlich tief nach innen vorspringt, wogegen die übrigen nur niedrige Längsrippen bilden. In der am weitesten nach innen ragenden Lamelle liegt das Raphenbündel. Außen sind diese "inneren Flügel" nicht oder nur in Form von oberflächlichen Furchen angedeutet.

Das I.I. ist in beiden Triben vollkommen kollabiert und verliert jede Zellstruktur. Bei den Yucceen ist es häufig in eine rotbraune oder orangefarbene Schicht umgeschmolzen, seltener hell gelbbraun oder fast farblos, wie bei den meisten Agaveen.

Das Endosperm - oder was gewöhnlich dafür gehalten wird - speichert Aleuron, fettes Öl und im allgemeinen auch etwas Reservezellulose, am meisten bei den beerenfrüchtigen Yucca-Arten, am wenigsten bei Manfreda. Es besteht bei den flachsamigen Sippen durchwegs aus isodiametrischen oder gegen die Peripherie wie das Zentrum hin auch tangential zusammengedrückten Zellen, während bei Yucca sectio Sarcoyucca die peripheren Schichten überwiegend aus radial gestreckten Zellen bestehen. Die Tüpfelung variiert in beiden Gruppen beträchtlich; dabei ergeben sich zwei durch Übergänge verbundene Extreme:

> Im einen sind die Tüpfel ziemlich klein, 0,5 - 4 µ breit, durchwegs oder wenigstens zum Teil rundlich und die Abstände zwischen ihnen sind weitaus größer als ihr Durchmesser. So verhält sich Yucca sectio Sarcoyucca, aber auch einige Agaveen (Littaea z.T.).
>
> Der Gegensatz dazu ist durch sehr ungleich große, bis auf die allerkleinsten stets elliptische oder schlitzförmige Tüpfel gekennzeichnet. Die Abstände zwischen den Tüpfeln entsprechen der Tüpfelbreite oder liegen darunter. Auch hierfür liefern Agaveen wie Yucceen Beispiele.

Die Endosperm-Natur des Speichergewebes in den Samen von Y u c c a , an der bisher niemand gezweifelt hatte, wird neuerdings von ARNOTT (1962) bestritten. Danach soll diese Gattung an Stelle eines Endosperms ein Perisperm besitzen. Das Endosperm selbst soll fehlen oder als ein unauffälliger, den Embryo umgebender Gewebsrest erhalten bleiben. Derartige degenerierte Zellreste schieben sich allerdings außer bei den Yucceen und Agaveen recht häufig zwischen Embryo und Nährgewebe ein und beweisen dessen Perisperm-Natur nicht. Bedenklich scheint mir vor allem die vollkommene Übereinstimmung zwischen dem angeblichen Perisperm von Y u c c a und dem Endosperm der anderen Gattungen. Auch stehen der Ansicht ARNOTTs Beobachtungen von WUNDERLICH (1950) gegenüber, nach denen sich zwar das Nuzellusgewebe von A g a v e , B e s c h o r n e r i a und Y u c c a nach der Befruchtung zunächst in einer bestimmten Zone stark vermehrt, später bei der Samenreife aber wieder aufgezehrt wird.

Der zylindrische oder in den flachen Samen meist ein wenig abgeplattete Embryo füllt die Samenachse zu 3/4 bis fast ganz aus und ist gerade oder häufiger mit der Samenachse leicht gebogen.

V e r w a n d t s c h a f t s v e r h ä l t n i s s e . In ihren Samenmerkmalen stimmen die Agaveen und Yucceen so gut überein, daß an ihrer nahen Verwandtschaft kaum zu zweifeln ist. Allerdings sind die Yucceen in ihren Früchten und Samen wandlungsfähiger als die in diesen Organbezirken stärker erstarrten Agaveen, die andrerseits in ihren vegetativen Organen plastischer sind und ausgesprochene Blattsukkulenten wie auch einige Geophyten mit spindelförmigen Wurzelknollen hervorgebracht haben.

Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangte übrigens auch WUNDERLICH (1950) beim Vergleich der gametophytischen Merkmale der Agaveen und Yucceen. In den wichtigsten Punkten verhalten sie sich gleich. Die Teilung der Pollenmutterzelle erfolgt, soweit bekannt, sukzedan, die primäre Archesporzelle gliedert eine Deckzelle ab, der Embryosack bildet sich nach dem Normaltypus, das Endosperm helobial und Endosperm-Haustorien fehlen. Als eine Besonderheit von A g a v e , B e s c h o r n e r i a und Y u c c a erwähnt WUNDERLICH die schon genannte, vorübergehende Zellvermehrung in einem bestimmten Gebiet des Nuzellus. Außer bei Y u c c a kommen auch bei B e s c h o r n e r i a falsche Scheidewände im Fruchtknoten vor. Dazu gesellt sich das bekannte Merkmal des aus 5 langen und 25 kurzen Chromosomen bestehenden, einfachen Chromosomensatzes, das sich

sonst nur noch bei *Hosta* wiederholt.

WUNDERLICH hält es für notwendig, an Stelle der herkömmlichen Zweiteilung diesen Formenkreis in drei ranggleiche Gruppen zu gliedern. Das sind

1. die *Yucceen* mit meist freien Tepalen, pfeilförmigen, nur schwach epipeltaten Antheren, ein-, selten zweischichtigem Endothecium, einzelnen Pollenkörnern und einem freien Fruchtknoten.

2. *Beschorneria* und *Furcraea*. Tepalen kurz röhrig verwachsen; Staubblätter ausgesprochen epipeltat; Endothecium meist zwei-, selten einschichtig; Pollen in Tetraden verbunden und Fruchtknoten mit der Perigonröhre verwachsen.

3. Die übrigen *Agaveen* besitzen eine kurze bis lange Perigonröhre, ausgeprägt epipeltate Staubblätter, ein zwei- bis mehrschichtiges Endothecium, einzelne Pollenkörner und einen mit dem Perigon verwachsenen Fruchtknoten.

Der letzten Gruppe stehen *Polyanthes*, *Prochnyanthes* und *Pseudobravoa* sehr nahe. In ihren gametophytischen Merkmalen (JOSHI und PANTULU 1941) unterscheiden sie sich nicht von den Agaveen im engeren Sinn und WUNDERLICH (1950) will sie deshalb mit diesen vereinigt wissen. Andrerseits sprechen die bei *Polyanthes* und *Prochnyanthes*, zum Teil auch bei *Pseudobravoa* im Gegensatz zu den übrigen Agavaceen stärker abgeleiteten, nicht unisulcaten, sondern fast bisulculaten Pollen (ERDTMAN 1952) für eine gewisse Eigenständigkeit der *Polyanthes*-Gruppe, die HUTCHINSON (1934) zu einer eigenen Tribus erhob. Von diesen drei Gattungen standen mir keine Samen zur Verfügung.

Agave und *Yucca* bilden bei HUTCHINSON (1934) zusammen mit den Gattungen um *Dracaena*, *Nolina* sowie *Doryanthes* und *Phormium* die Familie der Agavaceen. Diese soll von den eigentlichen Liliifloren (Liliaceous stock) zu den Palmen überleiten. Das tut sie aber ganz bestimmt nicht und die Annahme einer auch nur angedeuteten Verwandtschaft zwischen den Palmen und den arboreszenten Liliifloren wird durch eine Fülle von Merkmalen aus allen möglichen Organbereichen ad absurdum geführt, nicht zuletzt durch die in beiden Gruppen grundverschiedene Art des Dickenwachstums.

Aber auch um die Zusammengehörigkeit der einzelnen von HUTCHINSON zu den Agavaceen gerechneten Gattungen und Triben ist es schlecht bestellt. Zwar sind Cordyline, die Dracaenaceen und Nolinaceen wie Agave und Yucca durch einen ähnlichen, von der Stauchung der Sproßachse und dem sekundären Dickenwachstum bestimmten Habitus ausgezeichnet und die Nolinaceen-Gattung Dasylirion weist darüber hinaus wie viele Agaven dornig gezähnte Blattränder auf. Gemeinsame Merkmale der meisten Agavaceen im Sinne von HUTCHINSON sind ferner die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle (ausgenommen Doryanthes und Phormium), der sich nach dem Normaltypus bildende Embryosack, das häufige Vorkommen von stereoiden Saponinen, die besonders bei Yucca gehäuft auftreten, aber auch in Agave reichlich enthalten sind, sowie die bei Cordyline, den Nolinaceen, Agaveen und Yucceen, nicht aber den eigentlichen Dracaenaceen vorkommenden, verkorkten Kristallidioblasten mit Pseudoraphiden (ROHERT und ZALENSKI 1899). Bis auf das sekundäre Dickenwachstum und die Pseudoraphiden sind diese Merkmale unter den Liliifloren freilich weit verbreitet und Erwähnung verdient eher ihr Fehlen als ihre Präsenz.

Viel eindrucksvoller ist dagegen das Verzeichnis der Merkmale, in denen die Agaveen und Yucceen mit den anderen arboreszenten Liliifloren kontrastieren.

(a) Die Blüten der Agaveen und Yucceen sind niemals wie die der Cordylineen, Dracaenaceen und Nolinaceen vom Stiel abgegliedert oder in ein Perikladium ausgezogen.

(b) Die Cordylineen, Dracaenaceen und Nolinaceen haben durchwegs impeltate, die Agaveen dagegen, wie alle asparagoiden Liliifloren mit schildförmigen Staubblättern, epipeltate Stamina. Eine Mittelstellung zwischen den impeltaten und den ausgesprochen epipeltaten Staubblättern nehmen die der Yucceen ein.

(c) Die Zahl der Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens ist bei den Dracaenaceen und Nolinaceen auf eine oder zwei reduziert; bei Cordyline sind mehrere Samenanlagen vorhanden, aber nie so zahlreiche wie bei den Agaveen und Yucceen.

(d) Die Samen von Cordyline, den Dracaenaceen und Nolinaceen sind im Querschnitt rundlich oder dreieckig und ihr Endosperm ist niemals zuerklüftet; die der Agaveen

und Yucceen dagegen sind flach scheibenförmig oder, wenn das nicht der Fall ist, durch ein gefurchtes Endosperm ausgezeichnet.

(e) Die Samen der Agaveen und Yucceen besitzen eine mäßig dünne, epidermale Phytomelankruste, die von Cordyline eine extrem mächtige. Bei den Dracaenaceen und Nolinaceen fehlt eine solche; dafür neigt bei ihnen die Außenepidermis zum Verholzen.

(f) Bei den Dracaenaceen und Nolinaceen gliedert die primäre Archesporzelle im Gegensatz zu Cordyline, den Agaveen und Yucceen eine Deckzelle ab.

(g) Perikline Zellteilungen finden in der Nuzellusepidermis von Cordyline, Dracaena und Sansevieria statt, nicht dagegen bei Agave und Yucca, Hesperocallis, Hosta sowie Dasylirion (CAVE 1955).

(h) Die haploide Chromosomenzahl der Cordylineen, Dracaenaceen und Nolinaceen beträgt meist n = 19 (Ausnahmen: Nolina z.T. n = 18, Sansevieria n = 20 oder 21), die der Agaveen und Yucceen n = 30; dazu kommt noch die schon erwähnte morphologische Differenzierung der Chromosomen, die es bei den anderen arboreszenten Liliifloren nicht gibt.

(i) Die Stomata von Cordyline und den Dracaeneen führen kein konstitutionales Öl, die der Nolineen führen regelmäßig in Schließ- und Nebenzellen Öl, die der Yucceen nur in den Nebenzellen, wie zum Teil auch die der Agaveen, bei denen es allerdings häufig fehlt (ZIEGENSPECK 1944).

Diese Diskrepanzen verwehren es, zwischen den Cordylineen, Dracaenaceen und Nolinaceen auf der einen und den Agaveen und Yucceen auf der anderen Seite engere verwandtschaftliche Beziehungen anzunehmen als mit vielen anderen Familien der asparagoiden Liliifloren. Als natürliche Familie lassen sich die Agavaceen nur dann aufrecht erhalten, wenn diese einerseits auf die Gattungen um Agave, Furcraea und Yucca eingeengt, aber andrerseits auf Hosta und vielleicht sogar Hesperocallis ausgeweitet wird.

Hosta stimmt in allen gametophytischen Merkmalen (SCHNARF und WUNDERLICH 1939) sowie im Karyogramm

(CAVE 1948) mit den Agaveen und Yucceen überein. In den anderen Merkmalen hat sie sich allerdings ziemlich selbständig weiterentwickelt.

Samenmerkmale. Die stark abgeflachten, länglich elliptischen Samen sind in den Fruchtfächern zwar in großer Zahl enthalten, aber im Gegensatz zu jenen von Agave und Yucca schräg orientiert und stark einseitig geflügelt (Abb. 2). Der Samenkörper ist im Umriß rundlich eiförmig, ungefähr 4 - 5 mm lang und 3 - 4 mm breit. Am Chalazaende ist das Ä.I. in einen Flügel ausgezogen, dessen Länge und Breite die des Samenkörpers übertrifft. Die Samen sind anatrop mit gerader Achse.

Das Ä.I. besteht aus mehreren Zellschichten, wenngleich nicht so vielen wie bei Manfreda virginica und manchen Yucceen. Die Außenepidermis erzeugt eine etwa 6 µ dicke Phytomelankruste. Von außen gesehen sind die Epidermiszellen so lang wie breit oder etwas längs und quer gestreckt mit teils geraden, teils mäßig gewellten, antiklinen Wänden. Das übrige Ä.I. besteht aus wenig bis stark zusammengedrückten, meist leer erscheinenden Zellen mit dünnen, hellbraunen Wänden. Die an die äußere Epidermis angrenzende Zellschicht verhält sich wie bei Agave, nicht wie bei Yucca.

Dagegen stimmt das I.I. mit dem von Yucca überein. Es kollabiert vollständig und erzeugt einen dünnen, hellbraunen Belag ohne nachweisbare Zellgliederung.

Das Endosperm besteht wie bei den Agaveen und den flachsamigen Yucceen fast ganz aus isodiametrischen Zellen. Seine Zellwände sind meist noch dünner als bei diesen. Sie tragen große, quer elliptische bis lanzettliche Tüpfel, die die ohnehin unansehnliche Wandverdickung auf ein grobmaschiges Netz zurückdrängen.

Den Hauptunterschied gegenüber den Gattungen um Agave und Yucca liefert neben dem großen, einseitigen Samenflügel der Embryo. Dieser wird stark von der Abflachung des Samens beeinflußt und zu einer verkehrt eiförmigen Scheibe zusammengedrückt. Seine Länge beträgt ungefähr 2/5 von der des Endosperms.

Verwandtschaftsverhältnisse. Abgesehen von den Samenmerkmalen divergiert Hosta von den eigentlichen Agavaceen durch das Fehlen verkorkter Kristallzellen, ihre meist

bläulichen Blüten, die nach Art der Aloen und Asphodeleen in einem Grübchen mit dem Filament verbundenen Antheren, die an ein humides Klima angepaßte Belaubung mit unterwärts stielartig zusammengezogenen, darüber in eine großflächige, manchmal herzförmige Scheinspreite erweiterten Blättern und ihrem außerhalb des Verbreitungsgebietes der Agaveen und Yucceen liegenden, ostasiatischen Vaterland.

Für sich allein hat keiner von den aufgeführten Unterschieden ein besonderes Gewicht, aber im ganzen weisen sie auf eine ziemlich tiefe Zäsur zwischen Hosta und den viel enger zusammengehörigen Agaveen und Yucceen hin.

Zu den untypischen Agavaceen gehört neben Hosta nach CAVE (1948) auch Hesperocallis. Von Hemerocallis, in deren Nähe die Gattung gewöhnlich untergebracht wird, unterscheidet sie sich durch den einfach traubigen Blütenstand, die weißen Tepalen, die abgeplatteten Samen, die Abgliederung von Deckzellen, wahrscheinlich helobiales Endosperm sowie dimorphe Chromosomen. Das alles läßt sich gut mit den Agavaceen vereinbaren, nur ist die Chromosomenzahl n = 24 und nicht n = 30 wie bei diesen und sowohl von den Agavaceen wie von Hemerocallis unterscheidet sich Hesperocallis durch die von Pedicellus abgegliederten Blüten.

X. Doryanthes und Phormium

Doryanthes. Während HUTCHINSON (1934) Hosta nach dem Vorbild der älteren Botaniker zu den Hemerocallideen rechnete und keine Beziehungen zwischen dieser Gattung und den Agavaceen annahm, stellte er Doryanthes aufgrund ihrer epigynen Blüten wie schon BENTHAM und HOOKER (1883) zu den Agaveen. Dagegen erheben sich jedoch mehrere Einwände, die sich teilweise auf schon länger bekannte Unterschiede, zum Teil aber auf Differenzen in den Samenmerkmalen stützen. Doryanthes umfaßt drei Arten; von zweien standen mir Samen zur Verfügung.

Samenmerkmale. Die Samen von Doryanthes excelsa und D. palmeri, den beiden untersuchten Arten, sind äußerlich auffallend verschieden.

Die von Doryanthes palmeri sind stark abgeflacht, kaum 1 mm dick, elliptisch bis fast rautenförmig und breit einseitig geflügelt. Der Samenkörper nähert sich im Umriß einem

rechtwinkligen Dreieck mit schwach konvexen Seiten und abgestumpften Ecken. Die Länge der Katheten beträgt ungefähr 7 - 10 mm, die der Hypotenuse 10 - 12 mm. Die Mikropyle liegt im rechten Winkel, die schmal linealische Chalaza nimmt den größten Teil der Hypotenuse ein. Ganz im Gegensatz zu Hosta liegt der Flügel nicht in der Längsachse des Samens, sondern steht quer dazu mit breiter Basis auf der kürzeren Kathete und ergänzt den Umriß des Samens auf seine quer elliptisch-rautenförmige Gestalt. Bei einer Länge von nur 7 - 9 mm erreichen die Samen mit dem Flügel eine Breite von 15 - 22 mm.

Im Gegensatz zu Doryanthes palmeri sind die Samen von D. excelsa dicklich, schwammig-korkig, flugunfähig und je nach ihrer Stellung im Fruchtfach ganz verschieden gestaltet. Die Samenanlagen scheinen wie bei Agave und Yucca in senkrechten Reihen zu stehen. Die in der Mitte der Kolumne befindlichen werden durch gegenseitigen Druck von oben und unten abgeplattet und nehmen die Form eines kurzen Säulenstumpfes von 10 - 14 mm Durchmesser und etwa 4 mm Höhe an. Nach oben und unten schließen kegelstumpf- und zuletzt länglich kegelförmige Samen an, wobei der Durchmesser der Grundfläche auf 5 - 8 mm zurückgeht, während die kegelförmigen Samen vereinzelt eine Höhe von 15 mm erreichen. Die Grundflächen der mehr scheibenförmigen wie auch der konisch verschmälerten Samen ist nie genau kreisrund, sondern auf der Seite, die zur Placenta gekehrt ist, breit eingekerbt und dadurch manchmal fast nierenförmig. Daraus resultiert eine in der Nähe von Hilum und Mikropyle in den Samen eingeschnittene, senkrecht zur Abflachungsebene verlaufende Rinne. Das Volumen der Samen von D. excelsa geht zum größten Teil auf das hypertrophe Ä.I. zurück, das hier als eine Art Schwimmkork zu dienen scheint.

Abgesehen von dem großen Unterschied in der Zahl der Zellschichten, die bei Doryanthes palmeri zwischen 7 und 10, bei D. excelsa weit darüber liegt, ist das Ä.I. der beiden untersuchten Arten recht ähnlich. Bis auf die Außenepidermis setzt es sich aus geräumigen, nicht oder nur wenig abgeflachten, niemals kollabierenden Zellen zusammen. Diese sind scheinbar leer, d.h. luftgefüllt, nur vereinzelt, am häufgisten bei D. palmeri, enthalten sie gelbliche, lipoidführende oder rotbraune, Phlobaphen-artige Plasmareste. Die Zellwände sind dünn, bei D. excelsa fast farblos und fein, aber deutlich verholzt, bei D. palmeri braun gefärbt und holzfrei.

Die äußere Epidermis ist vom übrigen Ä.I. scharf abgesetzt. Sie besteht zumeist aus zu dünnen Tafeln zusammengedrückten, von außen gesehen isodiametrischen oder ein wenig gestreckten Zellen. Ihre stark eingeengten Lumina sind gewöhnlich von einer rotbraunen, Phlobaphen-artigen Masse ausgefüllt. Nur an den Kanten sind die Epidermiszellen nicht abgeflacht, sondern mehr oder weniger deutlich radial gestreckt und hier führen sie neben dem rotbraunen Plasmarest zum Teil noch leere Lumina.

Das I.I. kollabiert zwar vollständig zu einer rotbraunen Schicht ohne erkennbare Zellstruktur, bleibt aber merklich kräftiger als bei den vorangehenden Triben. Nach außen und innen wird es von einer ziemlich kräftigen, farblosen Zwischen- und Innencuticula begrenzt. Die Dicke der Cuticula kommt der des I.I. gleich oder übertrifft sie noch ein wenig.

Das Endosperm besteht aus isodiametrischen, bei Doryanthes excelsa gelegentlich auch schwach radial gestreckten, dünnwandigen und ungetüpfelten, Aleuron und massenhaft fettes Öl, aber keine Stärke führenden Zellen.

Der Embryo ist durch ein dreieckig-fächerförmiges Keimblatt ausgezeichnet und erinnert dadurch an jenen der Dioscoreaceen, aber die Ähnlichkeit ist wohl nur äußerlich, denn das Keimblatt von Doryanthes steht wie bei allen höheren Liliifloren genau terminal. Der Embryo von D. excelsa erreicht eine Länge von 2 mm, das ist ein Drittel oder höchstens die Hälfte der Länge des Endosperms, der von D. palmeri mißt 6 - 7 mm und steht damit dem Endospermkörper an Länge nur wenig nach.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die Gattung wird gewöhnlich wegen ihrem riesenhaften, thyrsoiden Blütenstand, dem mit der Blütenhülle verwachsenen Fruchtknoten, den fachspaltigen Kapselfrüchten und den in den Fruchtfächern zahlreich übereinander stehenden, häufig scheibenförmigen Samen bei den Agaveen oder in einer besonderen Tribus unmittelbar neben diesen untergebracht. Bemerkenswert enge, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Doryanthes und den Agaveen sind indessen wenig wahrscheinlich, wie das nachstehende Verzeichnis der divergierenden Merkmale beweist.

(a) Die Stomata führen bei Doryanthes zwei definierte Nebenzellen. Das gibt es unter den Liliifloren sonst nur bei Astelia, Xanthorrhoea, den Conostylideen, Haemodoreen, Hypoxidaceen, Velloziaceen und - wenn man

sie zu den Liliifloren rechnen will - bei den Pontederiaceen und Philydraceen (STEBBINS und KHUSH 1961).

(b) An Stelle der bei den Agavaceen und manchen anderen, baumartigen Liliifloren verbreiteten, verkorkten, zahlreiche Pseudoraphiden führenden Kristallidioblasten finden sich bei Doryanthes unverkorkte Kristallzellen mit je einem Zwillingskristall (ROHERT und ZALENSKI 1899).

(c) Die Blütenhülle von Doryanthes ist leuchtend rot gefärbt. Sie erinnert dadurch viel mehr an die von Phormium als an jene der Agavaceen.

(d) Die Antheren von Doryanthes werden im Gegensatz zu jenen der Agaveen als basifix beschrieben. Das scheinen sie allerdings, wie WUNDERLICH (1950) bemerkt, nur bei oberflächlicher Betrachtung zu sein: "Nach einer Abbildung BAUERs (Tafel 14 h) ist aber der untere Teil der Anthere wie eine Röhre entwickelt, die über die Spitze des Filaments gestülpt ist. Das Staubblatt würde demnach dem seltenen Tulipa-Typus SCHÄPPIs entsprechen."

(e) Die Pollenmutterzelle teilt sich bei Doryanthes simultan wie bei Phormium, nicht sukzedan wie bei den Agavaceen (NEWMAN 1929).

(f) Die transversale Streckung der Samen, besonders jener von Doryanthes palmeri, wiederholt sich unter den Liliifloren in vergleichbarer Weise höchstens bei Xanthorrhoea, aber niemals bei den Agavaceen.

(g) Außerdem fehlt den Samen von Doryanthes die bei den Agavaceen, aber auch bei Phormium und Xanthorrhoea wie fast allen kapselfrüchtigen Gattungen der asparagoiden Liliifloren verbreitete, epidermale Phytomelan-Kruste. An ihrer Stelle führt die Außenepidermis des Ä.I. wie bei Behnia, Stemona und den kapselfrüchtigen Dioscoreaceen Phlobaphene.

(h) Das I.I. im reifen Samen von Doryanthes und vor allem die es einschließenden Cuticulae sind für die Agavaceen viel zu dick. Auch in diesem Merkmal nähert sich die Gattung manchen ursprünglichen Liliifloren.

(i) In der Nuzellusepidermis von Doryanthes finden perikline Zellteilungen statt, nicht dagegen in jener der Agavaceen.

(k) Die haploide Chromosomenzahl beträgt bei Doryanthes n = 18 und 24 (SATO 1938, CAVE 1955), nicht n = 30 wie bei den Agavaceen.

(l) Doryanthes ist ganz auf Ostaustralien beschränkt, während die Agaveen in Amerika endemisch sind.

Mit den Agavaceen läßt sich Doryanthes demnach nicht recht vergleichen. Eher dürfte sie mit Phormium zusammenhängen, obgleich auch diese beiden Gattungen in vielen Merkmalen voneinander abweichen.

Doryanthes nimmt unter den asparagoiden Liliifloren eine Sonderstellung ein als die einzige, kapselfrüchtige Gattung mit einer durch Phlobaphene statt durch Phytomelan imprägnierten Außenepidermis des Ä.I. Diese Merkmalsverbindung ist für viele dioscoreoide und die ganzen colchicoiden Liliifloren bezeichnend, muß aber auch für die Vorfahren der asparagoiden Liliifloren angenommen werden.

Phormium. Die isolierte Stellung von Phormium verrät sich schon in der wechselnden Einordnung dieser Gattung in die verschiedenen Systeme. Die älteren Autoren stellten Phormium aufgrund des Blütenbaus zusammen mit Blanfordia, Hosta und einigen anderen Gattungen zu den Hemerocallideen, HUTCHINSON (1934) erhebt es zu einer eigenen Tribus, die er den Agavaceen einverleibt und CAVE (1955) vermutet in ihm den Typus einer eigenen Familie.

Samenmerkmale. Die Samen von Phormium tenax, auf das sich die folgende Beschreibung bezieht, sind länglich elliptisch bis oblong, etwas abgeflacht, glänzend schwarz, 7 - 10 mm lang und 3,5 - 5 mm breit und enthalten einen länglichen, fast linealischen Endospermkörper von 6 - 7 mm Länge und 2 - 3 mm Breite; sein Querschnitt ist eiförmig oder elliptisch und nur wenig zusammengedrückt. Der Endospermkörper wird ringsum von einem deutlichen, in einer Ebene liegenden Flügelsaum eingerahmt. An den Längsseiten und dem Mikropylende ist dieser ungefähr 1 mm, am Chalazaende bis doppelt so breit. Die Samenachse ist gerade und der Same vollkommen anatrop.

Die Außenepidermis des mehrschichtigen Ä.I. ist in eine tiefschwarze, sehr spröde und leicht abblätternde Phytomelan-Kruste von 12 - 20 µ Dicke umgewandelt. Ihre Zellen erscheinen von außen gesehen polygonal mit geraden, antiklinen Wänden. Das

übrige Ä.I. besteht an der Basis des Flügelsaums aus nicht oder wenig, sonst meist stärker zusammengedrückten, aber nicht wirklich kollabierten Zellen mit leeren, das heißt luftgefüllten Lumina und nur sparsamen, lipoidhaltigen Plasmaresten; solche treten vor allem in den verhältnismäßig stark abgeflachten Zellen auf. Die Zellwände sind durchwegs dünn und kräftig braun gefärbt. Wie bei den meisten schwarzsamigen Liliifloren degeneriert das I.I. bei der Samenreife zu einer äußerst feinen, farblosen Membran.

Das Endosperm setzt sich trotz seiner fast unverdickten Zellwände zu einem beträchtlichen Teil aus etwas radial gestreckten Zellen zusammen. Seine Reservestoffe sind die gleichen wie in den vorausgehenden Gattungen. Die Wände der Endospermzellen sind skulpturiert, sie tragen transversale, d.h. der Samen- bzw. Endosperm-Oberfläche parallel laufende, leiterförmig angeordnete, zum Teil auch schwach anastomosierende Verdickungsleisten.

Der gerade, linealische, fast walzenförmige, seitlich nur wenig zusammengedrückte Embryo liegt in der Samenachse und nimmt diese fast in ihrer ganzen Länge ein.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die Samen von Phormium weichen in zwei Merkmalen von jenen der meisten damit vergleichbaren Gattungen ab:

(a) Der Samenkörper ist lang gestreckt. Das gibt es in diesem Formenkreis nur noch bei Blanfordia.

(b) Die Samen sind zwar geflügelt, aber der Samenkörper ist kaum abgeplattet. Die Flügelbildung wurde hier offensichtlich nicht wie bei vielen anderen Liliifloren durch eine Abflachung der Samen induziert. Unter den asparagoiden Liliifloren besitzt höchstens Agapanthus entfernt ähnliche Samen.

Abgesehen von einigen ziemlich unspezifischen Merkmalen, wie den großen thysoiden Blütenständen, den ansehnlichen, nicht vom Stiel abgegliederten Blüten, dem verwachsenblätterigen Perigon, den dorsifixen Antheren, den vielsamigen, fachspaltigen Kapseln und den schwarzschaligen Samen mit der Neigung, die Speicherung von Reservezellulose im Endosperm einzuschränken, lauter Eigenarten, die außer bei den Agaven auch bei Blanfordia, Doryanthes und vielen zwiebelartigen asparagoiden Liliifloren, wie zum Beispiel bei Agapanthus,

Hemerocallis und verschiedenen Amaryllidaceen verbreitet sind, zeigt *Phormium* keine näheren Beziehungen zu den Agavaceen. Höchstens das Vorkommen von verkorkten Kristallbehältern mit Pseudoraphiden (ROHERT und ZALENSKI 1899), die es allerdings auch bei *Aspidistra*, *Astelia*, *Convallaria*, den Nolineen und Ophiopogoneen sowie bei *Reineckea* und *Rohdea* gibt, deuten einen entfernten Zusammenhang mit den Agavaceen an. Eher lassen sich *Phormium* und *Doryanthes* miteinander vergleichen. In beiden Genera, aber niemals bei den eigentlichen Agavaceen,

(a) kommen leuchtend rote oder gelbrote Blüten vor;

(b) teilt sich die Pollenmutterzelle simultan (NEWMAN 1929, CAVE 1955);

(c) erfolgen in der Nuzellusepidermis perikline Teilungen (CAVE 1955).

Außerdem sind weder von *Doryanthes* noch von *Phormium* Sapogenine bekannt. Es ist allerdings nicht sehr wahrscheinlich, daß sie vollständig fehlen, denn die bitter schmeckenden Wurzeln von *Phormium* sollen wie *Sarsaparilla* verwendet worden sein (ENGLER 1888).

Andrerseits ergibt der Vergleich von *Doryanthes* und *Phormium* mehrere Unstimmigkeiten, die es nicht geraten erscheinen lassen, beide Gattungen in einer Familie zu vereinigen. Die wichtigsten Unterschiede sind:

(a) die Laubblätter von *Phormium* sind in der basalen Hälfte schwertförmig und unifazial, ähnlich jenen von *Dianella*; *Doryanthes* besitzt dagegen bifaziale Blätter;

(b) die Spaltöffnungen von *Phormium* führen keine Nebenzellen;

(c) *Phormium* erinnert durch seinen trichotomsulcaten Pollen an die Dianelleen, während die Pollenkörner von *Doryanthes* unisulcat sind;

(d) der Fruchtknoten von *Phormium* ist nicht mit der Blütenhülle verwachsen;

(e) im Gegensatz zu *Doryanthes* und den Agavaceen gliedert die primäre Archesporzelle bei *Phormium* keine Deckzelle ab.

Dazu gesellen sich weitere Unterschiede aus dem Bereich der Samenmerkmale, wie die Flügelbildung, Abflachung und Streckung des Samenkörpers, Imprägnierung der äußeren Epidermis des Ä.I., Mächtigkeit der Cuticulae und Gestalt der Embryonen.

An Phormium erinnert die in Ostaustralien heimische Gattung Blanfordia durch ihre langgestreckten, schmalen, schwarzschaligen Samen, die mir allerdings nur aus Abbildungen bekannt sind. Zum Unterschied von Phormium besitzt Blanfordia ungeflügelte, leicht sichelförmig gekrümmte und locker mit langen, haarförmigen Papillen bestandene Samen. Mit Doryanthes und Phormium stimmt die Gattung recht gut durch ihre ansehnlichen gelbroten Blüten überein, nicht dagegen mit ihrem langgestielten Fruchtknoten.

Solange weder die anatomischen noch die gametophytischen Merkmale von Blanfordia bekannt sind, läßt sich die Frage, ob die an Phormium gemahnenden Merkmale tatsächlich einen verwandtschaftlichen Zusammenhang andeuten, kaum zuverlässig beantworten.

Enger als Blanfordia mit Phormium verbunden ist, scheint sie mit Xeronema verwandt zu sein. Xeronema ist eine ziemlich isolierte Gattung mit je einer Art in Neukaledonien und auf den Poor Knights Islets nordöstlich von Neuseeland.

Die Samen von Xeronema callistemon, der südlicheren von den zwei Arten, sind länglich eiförmig, ungefähr 1,5 mm lang und nicht ganz halb so breit, im Querschnitt kreisrund, anatrop und ganz gerade. Außen sind die Samen großflächig mit stumpfen, dünnwandigen, hohlen Papillen von 0,16 - 0,2 mm Länge bedeckt, doch sind die Papillen nicht gleichmäßig über die ganze Samenoberfläche verteilt, vielmehr sparen sie im Umkreis der Raphe ein größeres Gebiet und auch sonst vereinzelt kleinere, unregelmäßig begrenzte Areale aus. An diesen Stellen sind die Samen fast glatt und nur unauffällig polygonal gefeldert. Auch bei Xeronema erzeugt die Außenepidermis des Ä.I. eine Phytomelankruste. Ihre Dicke liegt zwischen 20 und 30 µ. Aber im Gegensatz zu Caesia und Chlorophytum, bei denen die äußeren Epidermiszellen gleichfalls in Papillen verlängert sind, beteiligt sich bei Xeronema die Außenwand der Epidermiszellen nicht an der Bildung der Krustenschicht, sondern hebt sich davon ab. Das übrige Ä.I. setzt sich aus zu-

sammengedrückten, aber nicht ganz kollabierten, scheinbar leeren Zellen mit dünnen, dunkelbraunen Wänden zusammen, während das I.I. wie bei Phormium zu einer dünnen, farblosen Membran degeneriert. Das Endosperm besteht aus isodiametrischen Zellen ohne die Spur von einer Wandverdickung. Ähnlich wie bei Phormium nimmt der gerade, stielrunde Embryo fast die ganze Länge des Endosperms ein.

Wegen ihren freien Tepalen wird die Gattung in der Regel zu den Asphodeleen gerechnet, aber aufgrund ihrer nicht vom Pedicellus abgegliederten, roten Blüten und vor allem den länglichen, im Querschnitt kreisrunden und von hohlen Papillen besetzten Samen nähert sie sich eher Blanfordia. Beide Gattungen scheinen, wie übrigens auch Doryanthes und Phormium, Vogelblumen zu sein.

XI. Acanthocarpus, Lomandra und Xanthorrhoea.

Zu dieser Tribusgruppe gehören 8 Gattungen, die von BENTHAM und HOOKER (1883) auf die beiden Triben Calectasieen und Xeroteen verteilt an den Anfang der Juncaceen gestellt, von ENGLER (1888) dagegen in drei Triben (Calectasieen, Dasypogoneen und Lomandreen) zerlegt und den "Asphodeloideen" einverleibt wurden. LOTSY (1911) erhob die drei Triben ENGLERs zu Familien und vermutete verwandtschaftliche Beziehungen zu den Dracaeneen. HUTCHINSON (1934) vereinigt die drei Familien LOTSYs wegen ihrer meist trockenhäutigen Tepalen in einer, den Xanthorrhoeaceen, die er ähnlich den weit gefaßten Agavaceen für eine Brücke von den eigentlichen Liliifloren zu den Palmen hält. Diese widersprüchlichen Meinungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der fraglichen Gattungen sind einzig auf die Kenntnis äußerer Merkmale begründet. Mißlich ist vor allem das beinahe völlige Fehlen von Untersuchungen über ihre gametophytischen Merkmale. Diese beschränken sich auf den Nachweis, daß bei Lomandra Deckzellen abgegliedert werden und der Embryosack nach dem Normaltypus gebildet wird (SCHNARF und WUNDERLICH 1939). Wie in vielen anderen Fällen trägt auch hier die Samenanatomie wesentlich zur Klärung der strittigen Fragen bei. Allerdings waren mir nur von den drei Gattungen Acanthocarpus, Lomandra und Xanthorrhoea Samen zugänglich. Die von Xanthorrhoea divergieren so stark von jenen der beiden anderen Gattungen, daß es sich empfiehlt, sie getrennt zu beschreiben.

Die Samen von Acanthocarpus und Lomandra sind halb kampylotrop, rundlich halbeiförmig bis bohnenförmig und im Querschnitt kreisrund; gelegentlich nehmen sie auch fast Kugelgestalt an. Ihre Länge schwankt zwischen 3 und 6 mm, ihr Durchmesser zwischen 2 und 4,5 mm. Die Mikropyle liegt ungefähr in der Längsachse, die Chalaza ist senkrecht dazu orientiert.

Das Ä.I. erinnert durch seine Farblosigkeit und die mächtige Wandverdickung der äußeren Epidermiszellen an jenes der Dracaenaceen. Vor allem Acanthocarpus, die in ihren Samenmerkmalen ursprünglichere der beiden Gattungen, kommt durch die abgeflachten, allseits gleichmäßig dickwandigen Epidermiszellen manchen Dracaena-Arten nahe. Wie bei diesen erscheinen die Lumina der Epidermiszellen leer. Tüpfel habe ich in den Zellwänden nicht wahrgenommen.

Die äußeren Epidermiszellen von Lomandra lassen sich aus denen von Acanthocarpus entstanden denken. Bei ihnen beschränkt sich die Zellulose-Auflagerung auf die antiklinen Wände, die periklinen werden davon ausgespart; sie degenerieren und lösen sich bei der Reife auf. Dadurch bleiben von der äußeren Epidermis nur die polygonale Maschen bildenden Radialwände erhalten, die den Samen fest aufliegen und netzig zusammenhängen. Von außen gesehen erscheinen die äußeren Epidermiszellen polygonal bis fast rechteckig, nicht selten sind sie auch ein wenig längs gestreckt, aber nie so stark wie bei den Dracaenaceen.

Von der Außenepidermis abgesehen, besteht das Ä.I. aus 3 - 5 Schichten wenig abgeflachter, durchwegs dünnwandiger Zellen. Diese sind meist leer, das heißt luftgefüllt, oder sie enthalten mehr oder weniger ausgiebige, farblose, lipoidhaltige Plasmareste und gelegentlich führen einige von ihnen ein Raphidenbündel. Weder in der äußeren Epidermis noch in den darunter liegenden Schichten der Samenschale findet sich eine Spur von Verholzung.

Das I.I. ist viel stärker zusammengedrückt als das Ä.I., jedoch behält es seine Zellgliederung im wesentlichen bei. Die Zellen sind dünnwandig und meist von einem ganz feinkörnigen, gelben oder fast farblosen Plasmainhalt ausgefüllt. Die Zwischencuticula ist äußerst dünn, die Innencuticula dagegen ziemlich kräftig, besonders bei Acanthocarpus, bei dem sie eine Dicke von 6 μ erreicht.

Obwohl Acanthocarpus und Lomandra loculicide Kapseln besitzen, entspricht ihr Endosperm ganz dem der beerenfrüchtigen, endozoochoren Gattungen. Wie bei den meisten von diesen sind die Zellen überwiegend radial gestreckt, ausgenommen die innersten, und die Wände sind durch Reservezellulose mächtig verdickt. Im allgemeinen greift die Radialstreckung auch auf die periphere Zellschicht über, nur vereinzelt sind in ihr isodiametrische Zellen eingesprengt.

Die Endosperm-Tüpfel sind bei Acanthocarpus und Lomandra kreisrund oder rundlich elliptisch. Ihr Durchmesser beträgt 6 - 8 μ, seltener erreichen die elliptischen eine Breite von 14 μ. Sie sind auf den antiklinen Wänden der radial gestreckten Zellen in einer oder in zwei, dann aber undeutlichen Zeilen angeordnet. Während bei Lomandra fast das ganze Endosperm getüpfelt ist und nur die periphere Zellschicht eine Ausnahme macht, indem hier die Radialwände ungetüpfelt bleiben, beschränkt sich bei Acanthocarpus das Vorkommen regulärer Tüpfel auf das innere Endosperm. Gegen die Peripherie hin sind die antiklinen Wände mehrere Zellschichten weit ungetüpfelt. Lediglich die periklinen Wände tragen ähnlich wie bei Tamus je einen sehr geräumigen Tüpfel. In beiden Gattungen ist das Endosperm stärkefrei.

Der Embryo ist meist ziemlich schmächtig, bei Lomandra sehr kurz bis knapp halb so lang wie das Endosperm und gerade, bei Acanthocarpus nach BENTHAM und HOOKER (1883) "breviter linearis", aber an den von mir untersuchten Samen ein halb bis fast 3/4 so lang wie das Endosperm und leicht sichelförmig gebogen.

Verwandtschaftsverhältnisse. Außer in mehreren Samenmerkmalen stimmen Acanthocarpus, Lomandra und die Dracaenaceen durch das Fehlen von Kristallidioblasten, den Besitz dorsifixer Antheren und die nur eine Samenanlage enthaltenden Fruchtknoten-Fächer miteinander überein. Auch mit den Nolineen scheint Lomandra entfernt verwandt zu sein; wenigstens weisen das Vorkommen gezähnter Blattränder (bei Lomandra longifolia sind nur die Blattspitzen gezähnt, viel stärker ist die Zähnung bei Dasypogon ausgeprägt), die zweihäusigen Blüten von Lomandra sowie die kurzen Griffel in diese Richtung. Andrerseits scheint Lomandra und den ihr nahestehenden Gattungen die Befähigung zum sekundären Dickenwachstum abzugehen, auch sind ihre Blüten nicht

vom Pedicellus abgegliedert und wenn sich die von SCHNARF und WUNDERLICH (1939) mitgeteilte Beobachtung von Deckzellen bei Lomandra verallgemeinern läßt, dann spricht auch dieses Merkmal gegen einen engen Zusammenhang zwischen Lomandra auf der einen und den Dracaenaceen sowie Nolinaceen auf der anderen Seite. In diesen drei Merkmalen sind die Dracaenaceen und Nolinaceen stärker abgeleitet als Lomandra. Zu den altertümlichen Zügen dieser Gattung und vor allem von Acanthocarpus gehören außerdem die kräftige Innencuticula und die peripheren, auf den antiklinen Wänden ungetüpfelten Endospermzellen. Demnach müssen sich die ganz auf Australien und die südwest-pazifischen Inseln beschränkten Gattungen um Lomandra schon frühzeitig von den Vorfahren der Dracaenaceen und Nolinaceen abgespalten haben, mit denen sie auf gemeinsame Vorfahren zurückgehen dürften. Trotz dieser konservativen Merkmale haben auch Lomandra und ihre Verwandten einige spezifische Neuerungen hervorgebracht. Zu diesen gehören der allmähliche Übergang zu Windbestäubung, der Zweihäusigkeit, Verkleinerung der Blüten, ährige oder kopfige und manchmal sogar geschlechts-dimorphe Blütenstände nach sich zieht, ferner die trockenhäutigen Tepalen, Ansätze zu einem heterochlamydeischen Perigon und die häufig nicht mehr unisulcaten, sondern durch kompliziertere Aperturen ausgezeichneten Pollen. Nach ERDTMAN (1952) sind diese bisulculat, zonisulcat oder spiraperturat. Das Vorkommen fein spinulöser Pollen bei einigen Lomandra-Arten erinnert an die Milliganieen, Philesiaceen und Smilax.

Mit Acanthocarpus und Lomandra scheinen Baxteria, Calectasia, Dasypogon und Kingia verwandt zu sein. Allerdings gibt es bei ihnen einige stark aberrante und nur zum Teil miteinander korrelierte Merkmale. So besitzen nach FAHN (1954 b) Baxteria und Kingia in den Wurzeln leiterförmig durchbrochene Gefäße, während bei Acanthocarpus, Calectasia, Dasypogon und Lomandra wie übrigens auch bei Xanthorrhoea daselbst nur einfache Gefäßdurchbrechungen vorkommen. Andrerseits stellte FAHN in den Blättern von Acanthocarpus und Xanthorrhoea Gefäße mit leiterförmig perforierten Zwischenwänden fest, in den Achsen und Blättern von Baxteria, Calectasia, Dasypogon, Kingia und Lomandra dagegen nur Tracheiden. Im Gegensatz zu Acanthocarpus und Lomandra, deren Früchte fachspaltige Kapseln sind,

besitzen Calectasia, Dasypogon und Kingia nußartige Früchte und Baxteria ist durch in sechs Klappen aufspringende, also fach- und scheidenwandspaltige Kapseln ausgezeichnet. Baxteria, Calectasia und Kingia weichen von den übrigen Gattungen durch ihre basifixen Antheren ab, die sich bei Calectasia außerdem durch einen apikalen Porus öffnen. Endlich ist das Gynäzeum von Calectasia und Dasypogon parakarp und nicht wie bei den anderen Gattungen gefächert. Abgesehen von Xanthorrhoea, die ziemlich isoliert steht, hängen einerseits Acanthocarpus und Lomandra (= Lomandreen), andrerseits Baxteria, Calectasia, Dasypogon und Kingia (= Calectasieen und Dasypogoneen) enger zusammen.

Eine auch nur entfernte Verwandtschaft der Gattungen um Lomandra und Xanthorrhoea mit den Juncaceen halte ich aufgrund der Samenmerkmale für ganz unwahrscheinlich.

Die Samen von Xanthorrhoea (Abb. 1) erinnern auf den ersten Blick viel mehr an jene von Agapanthus und Phormium als an die der vorangehenden Gattungen. Sie sind länglich eiförmig bis eiförmig lanzettlich, etwas zusammengedrückt, im Querschnitt ungleichseitig dreieckig, an einem Ende stumpf oder gestutzt, am anderen mehr oder weniger spitzlich. Ringsum sind sie scharfkantig und manchmal sogar schmal flügelig berandet. Die eine Breitseite ist schwach gewölbt, eben oder auch seicht längsrinnig ausgehöhlt, die andere der Länge nach flach dachig gekielt. Die Samen erreichen eine Länge von 7 - 10 mm, ihre Breite beträgt 2,5 - 4 mm, ihre Dicke 0,7 - 1,2 mm. Das Hilum liegt am abgestumpften Ende des Samens und somit in der Längsachse. Mikropyle, Chalaza und zwangsläufig auch der Embryo sind senkrecht dazu orientiert. Die Mikropyle befindet sich an einer Längskante ungefähr in der Mitte der Längsachse und die in ein schmales, rinnig ausgehöhltes Band auseinandergezerrte Chalaza nimmt den größten Teil der gegenüberliegenden Längskante ein.

Das Ä. I. setzt sich aus wenigstens doppelt so vielen Zellschichten zusammen wie bei Acanthocarpus und Lomandra und zum Unterschied von diesen geht aus der äußeren Epidermis eine wohlentwickelte, 16 - 40 μ dicke Phytomelankruste hervor. Von außen betrachtet sind die Epidermiszellen hexagonal, gelegentlich so lang wie breit, in der Regel aber mäßig längs gestreckt. Im Querschnitt erscheinen sie isodiametrisch oder leicht abgeflacht.

Im übrigen besteht das Ä.I. zum Großteil aus zusammengedrückten Zellen, die weitgehend ihre Lumina verloren haben; ihre Wände sind bei Xanthorrhoea australis rotbraun gefärbt, bei X. quadrangulata fast farblos und in beiden untersuchten Arten etwas kräftiger als bei den zwei vorangehenden Gattungen. Soweit die Lumina erhalten bleiben, erscheinen sie bis auf geringe Plasmareste leer.

Das I.I. ist, wie gewöhnlich bei Samen mit schwarzkrustiger Testa, stark kollabiert und farblos. Die Zellumina sind, sofern sie überhaupt erkennbar bleiben, auf schmale Spalten eingeengt. Die Innencuticula ist merklich kräftiger als die Zwischencuticula.

Wie bei den meisten flachsamigen Liliifloren speichert das Endosperm im wesentlichen Aleuron und fettes Öl; die Reservezellulose tritt an Bedeutung zurück. Infolgedessen setzt sich das Endosperm fast ganz aus isodiametrischen Zellen zusammen. Im einzelnen bestehen zwischen den zwei untersuchten Arten folgende Unterschiede:

Xanthorrhoea australis: Zellwände leicht verdickt, ungefähr 2 - 4 μ dick, die der peripheren Zellschicht ungetüpfelt, sonst mit zahlreichen, auffallend kleinen, nur 1 - 1,5 μ breiten, rundlichen, röhrigen Tüpfeln.

X. quadrangulata: Endospermzellen vollkommen dünnwandig und ungetüpfelt.

Der Embryo steht in der Samenmitte senkrecht auf der Längsachse. Bei Xanthorrhoea australis ist er walzlich und fast so lang wie das Endosperm breit; die Keimblattspitze weicht durch eine sichelförmige Krümmung vor der Chalaza aus. Xanthorrhoea quadrangulata dagegen führt einen weit kürzeren, länglich eiförmigen und vollkommen geraden Embryo; seine Länge beträgt nur ein Drittel oder ein Viertel der Breite des Endosperms.

Verwandtschaftsverhältnisse. Entfernte Beziehungen zwischen Xanthorrhoea und den Gattungen um Calectasia und Lomandra sind kaum zweifelhaft. Sie bekunden sich in den wenigstens teilweise trockenhäutigen Tepalen, der Neigung zu verschiedenartiger Ausbildung der beiden Perigonkreise, der Verlagerung der Chalaza aus der Längsachse auf eine Breitseite, der verhältnismäßig deutlichen Innencuticula und dem bei Acanthocarpus wie bei Xanthorrhoea

australis in seinen äußeren Zellschichten ungetüpfelten Endosperm.

Sehr eng dürfte der Zusammenhang zwischen *Acanthocarpus* und *Lomandra* auf der einen und *Xanthorrhoea* auf der anderen Seite aber kaum sein. Nicht nur von den genannten Gattungen, sondern von allen damit verwandten unterscheidet sich *Xanthorrhoea* durch den Besitz von mehreren Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens, die abgeflachten, scharfkantigen Samen mit einer schwarzen Krustenepidermis, die reduzierte Speicherung von Reservezellulose im Endosperm und die ungewöhnlich fein getüpfelten Endospermzellen, sofern diese überhaupt Tüpfel aufweisen.

Diese Merkmale sprechen zwar nicht gegen die Annahme eines gemeinsamen Ursprungs von *Xanthorrhoea*, den Calectasieen und Lomandreen, aber während sich diese zwei Triben mehr an die Dracaenaceen und Nolinaceen anlehnen und kaum etwas mit den Milliganieen zu tun haben, sind die Beziehungen von *Xanthorrhoea* zu den Drachenbäumen schwächer, zu den Milliganieen dagegen stärker ausgeprägt. Diese zeigen sich außer in einigen Samenmerkmalen in den von zwei deutlich differenzierten Nebenzellen flankierten Spaltöffnungen; bei den Calectasieen und Lomandreen fehlen dagegen die Nebenzellen (STEBBINS und KHUSH 1961).

XII. *Hemerocallis* und die *zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren*.

In Speicherorgane umgebildete und unter die Erde versenkte Blattrosetten sowie schaftartig gestielte Infloreszenzen sind bei den asparagoiden Liliifloren zwar wiederholt und unabhängig voneinander entstanden; dennoch bestehen zwischen den in dieser Gruppe vereinigten Hemerocallideen, "Allioideen", "Scilloideen" und Amaryllidaceen mannigfache Zusammenhänge, wie sie sich beispielsweise in den Nebenblatt-artigen Ausgliederungen der Filamente bekunden, die es bei den Liliifloren nur in diesem Formenkreis gibt, hier aber ziemlich verbreitet (*Allium*, *Ornithogalum*, *Puschkinia*, zahlreiche Amaryllidaceen und andere mehr).

Die zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren, zu denen auch ein paar keine Zwiebeln tragende Gattungen gehören, wie *Agapanthus*, *Hemerocallis*, *Leucocrinum*, *Schoenolirion* und *Tulbaghia*, scheinen zusammen mit den

Agavaceen, von denen ihnen Hosta und Hesperocallis am nächsten kommen, sowie den Gattungen um Phormium auf eine gemeinsame Wurzel zurückzugehen. Daneben sind auch zu den Anthericeen Beziehungen vorhanden.

Hemerocallis. In ihrem Blütenbau stimmt Hemerocallis weithin mit Hosta, Phormium und anderen, von den älteren Autoren zu den Hemerocallideen gerechneten Gattungen überein. Trotzdem ist eine nahe Verwandtschaft zwischen ihnen ziemlich fraglich. Einschneidende Unterschiede bieten sowohl die gametophytischen als auch die Samen-Merkmale. Außerdem fehlen Hemerocallis die sonst bei den asparagoiden Liliifloren verbreiteten Septalnektarien.

Samenmerkmale. Hemerocallis besitzt rundlich eiförmige bis fast kugelige Samen. Ihr Querschnitt ist bis auf die stumpfe, kielartig vorspringende Raphe kreisrund. Sie sind genau anatrop mit vollkommen gerader Achse und ebensolchem Embryo (Abb. 21), nur das Hilum ist meist ein Stück weit von der Mikropyle abgerückt. Die Samen messen 3,5 - 7 mm in der

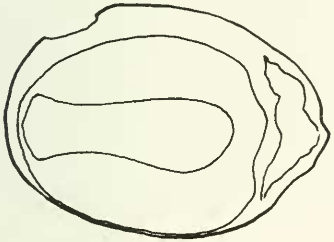


Abb. 21: Längsschnitt durch einen Samen von Hemerocallis lilio-asphodelus. 12 mal vergrößert.

Länge und ihr Durchmesser beträgt 2,8 - 5 mm. Die Außenepidermis des Ä.I. erzeugt eine glatte, glänzend schwarze Phytomelankruste von 16 - 40 µ Dicke, die, von außen betrachtet, regelmäßig hexagonal gefeldert ist. Das übrige Ä.I. ist, namentlich in seinen peripheren Schichten, stark zerdrückt, kollabiert und seine Zellwände sind durch dunkel- bis gelbbraune Beläge gefärbt. Nach innen zu ist das Gewebe nicht ganz so stark degeneriert und die Zellen führen häufig noch stark abgeflachte, scheinbar leere Lumina.

Das I.I. kollabiert vollständig und verliert seine Zellstruktur ganz. In der Regel ist es gelblich tingiert.

Die peripheren und inneren Schichten des Endosperms bestehen meist aus isodiametrischen Zellen, die subperipheren ge-

wöhnlich aus radial gestreckten. Die Wände der Endospermzellen sind schwach verdickt bis fast dünnwandig und tragen mehr oder weniger deutliche, sehr ungleich große, ganz überwiegend querelliptische bis schlitzförmige Tüpfel, die vor allem bei den radial gestreckten Zellen ziemlich gedrängt stehen, wodurch die Wandverdickung auf ein netz- bis leiterförmiges Ornament reduziert wird. Die Reservestoffe scheinen sich von jenen der vorangehenden Gattungen nicht zu unterscheiden. Stärke fehlt im Endosperm wie im ganzen Samen.

Der gerade, stielrunde, plump walzliche oder am Hypokotyl, nicht selten auch an der Keimblatt-Spitze etwas angeschwollene Embryo erreicht beinahe die Länge des Endosperms.

Verwandtschaftsverhältnisse. CAVE (1948 und 1955) untersuchte die gametophytischen Merkmale der herkömmlicherweise als Hemerocallideen zusammengefaßten Gattungen mit Ausnahme von Blanfordia. Dabei kamen einschneidende Unterschiede zum Vorschein:

die Pollenmutterzelle teilt sich bei Hemerocallis, Hesperocallis, Hosta und Leucocrinum sukzedan, bei Phormium simultan;

Hesperocallis, Hosta und Leucocrinum besitzen eine Deckzelle, während Hemerocallis und Phormium eine solche fehlt;

perikline Teilungen in der Nuzellusepidermis treten bei Leucocrinum und Phormium auf, aber nicht bei den übrigen Gattungen;

nukleäre Endospermbildung ist nur für Hemerocallis nachgewiesen; das Endosperm von Hosta und Phormium entsteht sicher, das von Hesperocallis und Leucocrinum wahrscheinlich helobial.

Außerdem sind Hesperocallis und Hosta von den anderen Gattungen durch ihre dimorphen Chromosomen verschieden,

und Hesperocallis, Hosta und Leucocrinum besitzen weiße oder hellbläuliche, Hemerocallis und Phormium dagegen gelbe bis rote oder rotbraune Blüten.

Nach diesen Befunden sind die Hemerocallideen im überkommenen Sinn eine unnatürliche Tribus und CAVE schlägt zurecht vor, sie auf die namengebende Gattung zu beschränken.

In diese Richtung weisen auch die Samenmerkmale. Von allen Gattungen der sogenannten Hemerocallideen ist Hemerocallis als einzige durch gedrungene, rundliche Samen mit einer massiven, glatten Krustenepidermis verschieden. Die Vereinigung von Hemerocallis, Hosta und Phormium in einer Tribus beanstandete übrigens bereits BOUVIER (1915) aufgrund seiner vergleichend anatomischen Beobachtungen an den vegetativen Organen.

Die Ausbildung der Samenschale, sowohl was die Mächtigkeit der epidermalen Krustenschicht, als auch was die stark zusammengedrückten und kräftig rotbraun gefärbten übrigen Schichten des Ä.I. angeht, erinnert an die "Allioideen", Anthericeen und Asphodeleen.

Mit den zwei letztgenannten Triben stimmt Hemerocallis im häufigen Vorkommen von spindelförmigen Wurzelknollen überein, die es bei den zwiebeltragenden Formenkreisen nicht gibt. Außerdem steht sie den Anthericeen und Asphodeleen durch die ungleich großen, querelliptischen bis fast schlitzförmigen Endospermtüpfel näher als den "Allioideen", "Scilloideen" und Amaryllidaceen, bei denen solche nicht einmal in den Gattungen vorkommen, die nur spurenweise Reservezellulose speichern.

Andrerseits unterscheidet sich Hemerocallis von den Anthericeen und Asphodeleen, ganz abgesehen von ihrem verwachsenblätterigen Perigon, durch die nie vom Stiel abgegliederten Blüten, das Fehlen einer Deckzelle, die nukleäre Endospermbildung und die ganz gerade Samenachse.

Das Zusammentreffen dieser Merkmale erinnert an einige Amaryllidaceen, bei denen außerdem die Chromosomengrundzahl von Hemerocallis n = 11 häufig wiederkehrt. Trotz diesen Anklängen an die Amaryllidaceen gehört Hemerocallis nicht, wie TRAUB (1957) meint, in diese Familie. Denn wie aus den Überlegungen von Seite 402 hervorgeht, bilden die Amaryllidaceen eine scharf umgrenzte Einheit, die weder mit Hemerocallis noch mit den "Allioideen" unmittelbar zusammenhängt und deren Konturen durch den Einschluß von nur entfernt verwandten Sippen nicht aufgeweicht werden sollten. Etwas näher scheint Hemerocallis den "Allioideen" zu stehen. Sie repräsentiert jedoch eine selbständige Familie.

Aufgrund seiner gametophytischen Merkmale kann Leucocrinum nicht zu den Hemerocallidaceen gerechnet werden

(CAVE 1948). Vor allem ist diese Gattung durch ihren gestauchten Sproß und die aus den Achseln grundständiger Hochblätter entspringenden, weißen Trichterblüten bemerkenswert. Samen habe ich davon nicht gesehen; nach BENTHAM und HOOKER (1883) sind sie schwarz, kantig zusammengedrückt und ihr Embryo erreicht fast die Länge des Endosperms. Vielleicht ist Leucocrinum ein noch nicht zwiebelartiger Vorläufer der Amaryllidaceen.

Die "Allioideen" umfassen, ohne die Gilliesieen, von denen ich keine Samen gesehen habe, 21 Gattungen (MOORE 1953, TRAUB 1957). Sowohl in ihren gametophytischen Merkmalen, die freilich nur von wenigen Genera (Allium, Nothoscordon, Tulbaghia) einigermaßen vollständig bekannt sind, als auch in den Samenmerkmalen, die ich wenigstens an je einer Art aus 11 Gattungen untersuchen konnte, erwiesen sie sich viel reicher differenziert, als es Habitus und Blütenbau vermuten lassen.

Samenmerkmale. Nach Gestalt und Größe der Samen zerfallen die "Allioideen" in drei Gruppen:

(a) Die Samen sind rundlich eiförmig, rundlich ellipsoidisch bis kugelig, seitlich nicht oder unmerklich, höchstens bei Triteleiopsis, von der ich aber keine Samen gesehen habe, stärker zusammengedrückt; ziemlich klein, 1,7 - 3 mm lang und 1,2 - 2 mm breit oder bei kugeligen Samen bis 3 mm im Durchmesser. Sie sind streng anatrop mit gerader Achse und ebensolchen oder selten ein wenig - kaum bis 30° - gekrümmtem Embryo. Zu dieser ihrer Samenform nach ursprünglichsten Gruppe gehören Bloomeria, Brodiaea, Ipheion, Leucocoryne, Tristagma und Triteleia.

(b) In einer weiteren Gruppe herrschen dreieckig-eiförmige, halbeiförmige, halbkugelige und tetraedrische Samen vor, gelegentlich sind sie auch kugelig bis fast nierenförmig (Allium ursinum und A. victorialis); ihr Querschnitt ist meist ungleichseitig dreieckig, halbkreis- oder halbeiförmig; ihre Länge beträgt 2 - 4 mm, ihre Breite oder ihr Durchmesser 1,3 - 3,5 mm. Die Samen sind stark kampylotrop mit einer um 120° bis fast 180° gekrümmten Achse und führen häufig einen kräftig gebogenen, nicht selten schraubig eingerollten Embryo. So verhalten sich Allium, Muilla und Nothoscordum.

Eine Mittelstellung zwischen der ersten und zweiten Gruppe nimmt Milla ein, von der ich allerdings nur unreife Samen gesehen habe. Sie sind, wie häufig in der zweiten Gruppe, dreieckig-eiförmig, jedoch mit einer nur um ungefähr 45° abgewinkelten Samenachse fast noch anatrop.

(c) Eine letzte Gruppe bilden die länglich elliptischen, länglich ei-oder rautenförmigen, an dem der Mikropyle gegenüberliegenden Ende nicht selten in einen kurzen oder ziemlich großen Flügel ausgezogenen Samen von Agapanthus und Tulbaghia. Ihr Querschnitt ist elliptisch, halbkreisförmig oder ungleichseitig dreieckig, ihre Länge schwankt zwischen 4 und 11 mm, ihre Breite zwischen 1,5 und 4 mm. Die Samen von Agapanthus sind halb kampylotrop, ihre Achse ist um etwa 90° gebogen und die Chalaza liegt seitlich halbwegs zwischen der Mikropyle und dem gegenüberliegenden Ende des Samenkörpers. Bei Tulbaghia ließ sich die Krümmung der Samenachse und die Lage der Chalaza wegen dem allzu spärlichen Material nicht feststellen, aber sicher liegt auch in dieser Gattung die Chalaza nicht der Mikropyle gegenüber, wie bei den anatropen Samen.

Das Ä.I. besteht aus mehreren Schichten mäßig bis stark abgeflachter Zellen. Die äußere Epidermis erzeugt in allen Fällen eine Phytomelankruste, deren Dicke zwischen 10 und 28 µ schwankt, nur bei Agapanthus, Leucocoryne, Nothoscordum und Tulbaghia ist sie dünner. Ihre Zellen sind von außen gesehen isodiametrisch oder gelegentlich schwach längs gestreckt, mit geraden, antiklinen Wänden und mehr oder weniger regelmäßig polygonal. Als Beispiele sind hier Agapanthus, Allium zum Teil, Bloomeria, Ipheion, Muilla, Triteleia und Tulbaghia zu nennen, doch gibt es auch wellig verzahnte äußere Epidermiszellen, so vor allem bei Nothoscordum und Tristagma, weniger ausgeprägt bei Leucocoryne, Milla und andeutungsweise bei manchen Lauchen.

Gewöhnlich verdunkelt sich die epidermale Krustenschicht gleichmäßig, nur Tulbaghia leucantha, die einzige Art aus dieser Gattung, von der mir Samen zugänglich waren, macht eine Ausnahme (Abb. 4). Die schwärzlichen, polygonalen Zelltafeln sind von groben hyalinen Poren durchbrochen, die teilweise ineinander fließen. In diesem Merkmal nähert sich Tulbaghia leucantha manchen Scilleen, doch sind bei diesen die Poren

feiner und isoliert.

Im übrigen besteht das Ä.I. aus mehr oder weniger zusammengedrückten Zellen mit dünnen braunen Wänden und leeren, d.h. luftgefüllten Lumina oder es kollabiert vollständig, wobei die Zellwände dicker werden und die Lumina fast ganz verschwinden; in diesem Fall ist es kräftig gelbbraun oder purpurn gefärbt (Allium) oder seine inneren Schichten oder das ganze Ä.I. ist, bis auf die äußere Epidermis blaß gelbbraun bis fast farblos (Bloomeria, Triteleia).

Wie bei den meisten vorangehenden Familien kollabiert das I.I. der "Allioideen" vollständig, verliert seine Zellgliederung und ist am reifen Samen nurmehr als ein dünnes, farbloses oder mitunter gelb gefärbtes Häutchen erhalten, das von ebenso unscheinbaren Cuticulae eingefaßt wird.

Das Endosperm speichert in gewohnter Weise Aleuron, fettes Öl und meist auch Reservezellulose. Bei den Arten mit mäßig dickwandigen Endospermzellen sind diese in den subperipheren Schichten häufig leicht radial gestreckt, nur in der alleräußersten Lage herrschen, wie in den zentralen Teilen, isodiametrische Zellen vor. Bei den Arten mit wenig oder nicht verdickten Zellwänden besteht fast das ganze Endosperm aus isodiametrischen Zellen. Seltener (Tulbaghia leucantha) sind sie etwas abgeflacht. Dünnwandig und ungetüpfelt sind die Endospermzellen von Agapanthus und Leucocoryne angustipetala. In allen anderen Gattungen ist das Endosperm stets deutlich getüpfelt, nur die antiklinen Wände der peripheren Zellschicht sind manchmal sehr viel spärlicher getüpfelt als die der weiter innen gelegenen Zellen oder auch fast ungetüpfelt. Das gilt namentlich für Bloomeria, Ipheion, Nothoscordun, Tristagma und Triteleia. Ihnen stehen Allium und Tulbaghia leucantha gegenüber, bei denen die Radialwände der äußeren Zellschicht kaum weniger Tüpfel tragen als die der inneren Endospermzellen. Die Tüpfel sind gewöhnlich regellos über die Wände zerstreut. Im Gegensatz zu den Scilleen und Amaryllidaceen ist die Tendenz zu Anordnung der Tüpfel in radialen Reihen wenig ausgeprägt. Im allgemeinen sind die Tüpfel kreisrund oder rundlich eiförmig bis rundlich elliptisch; nie sind sie, wie es bei vielen vorangehenden Gattungen vorkommt, zu Schlitzen verschmälert. Vor allem bei den Gattungen mit mäßig kräftigen Zellwänden des Endosperms sind die Tüpfel oft ziemlich klein; ihr Durchmesser beträgt meist 2 - 6 μ (Allium zum größten Teil, Bloomeria, Nothoscordum,

Triteleia) und die Abstände zwischen den Tüpfeln übertreffen in der Regel den Durchmesser derselben. Anders verhält sich Tulbaghia leucantha mit großen, 10 bis über 20 μ breiten Tüpfeln; die Zellwände sind hier nur wenig verdickt.

Das Endosperm der "Allioideen" ist von Haus aus stärkefrei, nur bei Triteleia, und zwar den beiden untersuchten Arten, führen die dem Embryo anliegenden, dünnwandigen und mehr oder weniger degenerierten Endospermzellen Stärke; aber in den wohlentwickelten Zellen fand ich keine Stärkespuren.

In den Genera mit gerader Samenachse ist der walzenförmige Embryo ebenfalls gerade oder fast gerade. Er nimmt 2/5 bis 3/4 der Länge des Endosperms ein, nur bei Ipheion fand ich ihn kaum halb so lang wie dieses. In den kampylotropen Samen beteiligt sich der Embryo meistens an der Krümmung der Samenachse und ist, je nach seiner Länge, sichel- bis schraubenförmig gebogen. Dadurch werden die Embryonen mancher Lauche wie auch der von Muilla maritima zu einer übermäßigen Streckung des Keimblattes angeregt und übertreffen gelegentlich den Durchmesser des Samens an Länge. Vereinzelt bleibt jedoch die Kampylotropie des Samens ohne Einfluß auf den Embryo. Das ist einerseits bei Allium ursinum (Abb. 22) und Nothoscordum inodorum der Fall und, weil bei diesen der Embryo ziemlich klein bleibt und nur ein Drittel bis höchstens die Hälfte des Samen-Durchmessers erreicht, nicht weiter verwunderlich; im Gegensatz dazu stehen Agapanthus und Tulbaghia mit wohl entwickelten Embryonen, die 3/4 - 4/5 der Länge des Endosperms einnehmen und wie der ganze Same trotz der aus ihrer ursprünglichen Lage verrückten Chalaza gerade (Tulbaghia) oder nur schwach sichelförmig gekrümmt (Agapanthus) sind.

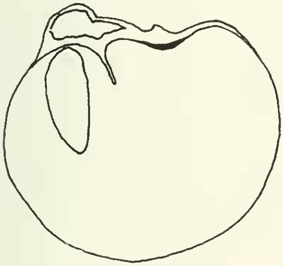


Abb. 22: Längsschnitt durch einen Samen von Allium ursinum. 12 mal vergrößert.

Verwandtschaftsverhältnisse. Von den drei Hauptgruppen der zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren stehen die "Alliöideen" den vorangehenden Formenkreisen, zumal den Anthericeen, am nächsten. Diese Verwandtschaft bekundet sich

(a) in den bei manchen Gattungen, z. B. bei Bloomeria, Brodiaea und Triteleia vom Stiel abgegliederten Blüten,

(b) in der Reduktion der Zahl der Samenanlagen in den Fruchtknoten-Fächern von Allium auf zwei,

(c) in den häufig stark kampylotropen Samen, die an jene von Arthropodium und Dichopogon erinnern,

(d) in der im Vergleich mit den Scilleen und Amaryllidaceen verhältnismäßig dicken Phytomelankruste der Samen und schließlich

(e) in dem wenigstens bei Brodiaea, Nothoscordum und Tulbaghia helobial gebildeten Endosperm (HÅKANSSON 1953, STENAR 1932, 1933, 1951).

Andrerseits sind die "Allioideen" durch eine ganze Reihe abgeleiteter Merkmale ausgezeichnet, die den Anthericeen und zum Teil auch Hemerocallis abgehen. Zu diesen Progressionen gehören die Zwiebelbildung, die schaftartig gestielten, scheindoldig verkürzten, wie bei den Amaryllidaceen aus zwei oder mehreren Schraubeln zusammengesetzte Infloreszenzen, die gewöhnlich keine Deckzelle abgliedernde primäre Archesporzelle und der sich häufig nach dem Scilla-Typus entwickelnde Embryosack. Außerdem scheint es bei den "Allioideen" so wenig wie bei den Scilleen und Amaryllidaceen schlitzförmig verschmälerte Endospermtüpfel zu geben. In ihren Inhaltsstoffen unterscheiden sie sich bis auf Allium und Tulbaghia nicht von den Anthericeen. Sie führen vor allem in den grünen Organen massenhaft Schleim, der in länglichen, manchmal schlauchförmigen Zellen abgelagert wird. Bei den meisten Gattungen führen diese Schleimzellen ein Raphidenbündel. Eine Ausnahme machen Allium und Tulbaghia, denen die Raphiden fehlen. Diese zwei Genera sind durch die bekannten Lauchöle ausgezeichnet, ätherische Öle, deren spezifischer Geruch durch Allyldisulfide, Vinyldisulfid und verwandte Schwefelverbindungen verursacht wird (HEGNAUER 1963).

Von den Lauchölen abgesehen, schließen sich die "Allioideen"

eben durch die Merkmale, die sie von den Anthericaceen abgrenzen, an die Scilleen oder Amaryllidaceen an. Besondere Erwähnung verdient der Bildungsmodus des Embryosacks, der in den drei genannten Gruppen häufig dem Scilla - Typus folgt. Diese Progression ist ebenso wie der extreme Reichtum der Gewebe an Schleim ganz oder fast ganz auf die asparagoiden Liliifloren beschränkt, scheint hier allerdings wiederholt entstanden zu sein. Außerhalb der hier zu den asparagoiden Liliifloren gestellten Gattungen gibt es den Scilla - Typus nur noch bei Paris und Trillium.

Die gametophytischen Merkmale sind nur von wenigen Gattungen bekannt. Trotzdem bestehen hierin bemerkenswerte Unterschiede. Mit Ausnahme von Agapanthus (STENAR 1933) scheinen den "Allioideen" Deckzellen zu fehlen (Allium, Leucocoryne, Miersia, Nothoscordum, Tulbaghia). Das Endosperm bildet sich bei Allium nukleär, bei den drei anderen, daraufhin untersuchten Gattungen, helobial.

Familien- und Tribusgliederung. Die "Allioideen" zeigen demnach sowohl zu den Anthericaceen, besonders der Tribus Anthericeen, als auch zu den Gattungen um Scilla und Hyacinthus sowie zu den Amaryllidaceen verwandtschaftliche Beziehungen. Da aber eine Vereinigung der genannten Formenkreise in einer Familie kaum in Betracht kommt und außerdem die "Allioideen" einige selbständige Entwicklungstendenzen hervorgebracht haben (Seite 403), ergibt sich die Notwendigkeit, auch ihnen Familienrang zuzuschreiben. Agapanthus und Tulbaghia lassen sich freilich in dieser Familie nicht recht unterbringen. Daraus ergibt sich die Verteilung der "Allioideen" auf die beiden Familien Alliaceen und Agapanthaceen.

Die Gliederung der Alliaceen war stets ziemlich schwierig. Weitaus natürlicher als die herkömmliche, im wesentlichen auf den Verwachsungsgrad der Blütenhülle und die Zahl der Staubblätter begründeten Einteilung der "Allioideen" erscheint die von MOORE (1953) vorgeschlagene. Ihr Vorzug liegt in der klaren Abgrenzung der näher mit Allium von den mit Brodiaea verwandten Genera. Diese Unterschiede lassen sich auch durch die Samenmerkmale unterbauen, nur kommt es bei den genannten Gattungsgruppen, die hier als Triben geführt werden, zu konvergenten Abwandlungen des ursprünglichen Bauplans, wie der kampylotropen Krümmung der Samen und dem Verlust eines Staubblatt-Wirtels.

I a. Die Alliaceen - Brodiaeen. Zwiebelpflanzen ohne Lauchgeruch. Scheindolde mit drei oder mehreren, den Knospenstand nicht verhüllenden Involucralblättern. Blüten häufig vom Stiel abgegliedert, nicht selten blau. Samen nicht oder wenig länger als breit, meist abgerundet, selten seitlich zusammengedrückt, nie geflügelt, gerade, nur bei Muilla kampylotrop. Radialwände der äußeren Epidermiszellen gerade; Phytomelankruste mäßig (10 - 28 μ) dick. Zu dieser rein amerikanischen Tribus gehören folgende Gattungen: Androstephium, Bloomeria, Brodiaea, Dichelostemma, Muilla, Triteleia und Triteleiopsis (nach MOORE 1953). Nicht ganz sicher ist die Stellung von Bessera, Dandya, Milla und Petronymphe, deren Samen mir nicht oder (Milla) nur unreif bekannt sind.

I b. Die Alliaceen - Allieen. Zwiebelpflanzen mit oder ohne Lauchgeruch. Scheindolde mit zwei meist etwas verwachsenen, den Knospenstand verhüllenden Involucralblättern. Blüten nicht vom Stiel abgegliedert, sehr selten blau. Samen nicht oder wenig länger als breit, abgerundet oder kantig, nie geflügelt, gerade oder häufiger kampylotrop. Die Radialwände der äußeren Epidermiszellen sind gerade oder eng- bis weitwellig verbogen. Epidermale Phytomelankruste wie bei den Brodiaeen mäßig dick, selten dünner. Die Allieen im engeren Sinn umfassen die Gattungen Allium, Ipheion, Latace, Leucocoryne, Nothoscordum, Steinmannia und Tristagma, die mit Ausnahme von Allium gleichfalls auf Amerika beschränkt sind.

I c. Die Alliaceen - Gilliesieen. An die Allieen lassen sich vermutlich die andinen Gilliesieen anschließen. Samen haben mir von diesen nicht vorgelegen.

II. Die Agapanthaceen. Rhizompflanzen mit oder ohne Lauchgeruch. Scheindolde mit zwei den Knospenstand einhüllenden Involucralblättern. Blüten nicht vom Stiel abgegliedert, bei Agapanthus meist blau. Samen länglich, größer als bei den Allieen und Brodiaeen, mehr oder weniger kantig und an dem der Mikropyle opponierten Ende häufig kurz bis lang geflügelt; äußerlich gerade, aber wegen der wenigstens bei Agapanthus halbwegs zwischen der Mikropyle und dem gegenüberliegenden Ende des Samenkörpers gelegenen Chalaza halb kampylotrop. Die Phyto-

melankruste ist dünner als bei der vorausgehenden Familie und die Endospermtüpfel sind größer als bei diesen oder die Endospermzellen sind ganz dünnwandig. Diese im südlichen und tropischen Afrika endemische Familie besteht aus den beiden Gattungen A g a p a n t h u s und T u l b a g h i a. T u l b a g h i a nähert sich durch die hyalinen Poren in der schwarzen, äußeren Epidermis den Scilleen, die ebenfalls in Südafrika am reichsten entwickelt sind.

Die "S c i l l o i d e e n" . Hierher rechne ich außer den Scilleen mit ihren ausnahmslos grundständigen Laubblättern, schaftartig gestielten, einfach traubigen Blütenständen und epipeltaten Antheren einige weitere Gattungen, deren Verwandtschaft von den älteren Autoren meist in der Nähe der Asphodeleen gesucht wurde. Es sind dies einerseits B o w i e a und S c h i z o b a s i s, andrerseits C h l o r o g a l u m und S c h o e n o l i r i o n, die zwar das eine oder andere primitive Merkmal bewahrt haben, sich aber sonst eng an die Scilleen anlehnen. Zweifelhaft bleibt nach wie vor die Zugehörigkeit von M i l u l a, von der ich keine Samen gesehen habe.

S a m e n m e r k m a l e. Im ganzen konnte ich aus diesem Formenkreis die Samen von 23 Gattungen untersuchen. Im Gegensatz zu den Samen der Alliaceen und Agapanthaceen sind die der hierher gehörigen Triben streng anatrop mit gerader oder fast gerader Achse. Nur bei C h l o r o g a l u m und S c h o e n o l i r i o n sind sie häufig ein wenig stärker gebogen, doch beträgt der Krümmungswinkel auch hier kaum mehr als 45°.

In ihrer Gestalt zeigen die Samen der Scilloideen so auffallende Unterschiede, daß sie schon seit langem zur Kennzeichnung von Gattungen verwendet wurden.

(a) Für die Ausgangsform halte ich die kugeligen, ellipsoidischen, ei- oder tropfenförmigen Samen mit rundlichem, selten durch gegenseitigen Druck ein wenig deformiertem, aber niemals scharfkantigen Querschnitt. Die Dimensionen der Samen sind von Gattung zu Gattung recht unterschiedlich. Die kleinsten gibt es bei C h i o n o d o x a, L a c h e n a l i a und M a s s o n i a. Die Samen dieser Gattungen sind nur 1,3 - 2 mm lang und kugelig oder doch nur eine Winzigkeit länger als breit. Das andere Extrem stellen die ellipsoidischen, schief eiförmigen, am Mikropylende häufig zugespitzten und dadurch tropfenförmigen oder in einen kurzen Hals ausgezogenen, flaschenförmigen Sa-

men von Drimiopsis, Eucomis und Veltheimia dar; ihre Länge schwankt zwischen 5 und 8 mm, ihr größter Durchmesser liegt bei 3 - 4 mm. Eine mittlere Größenordnung nehmen die Samen von Bowiea, Camassia, Chlorogalum, Endymion, Hyacinthus, Muscari, Ornithogalum, Puschkinia, Schizobasis, Schoenolirion und Scilla mit einer Länge von 2 - 4 mm und einem Durchmesser von 1,7 - 3 mm ein.

(b) Im Gegensatz zu den vorangehenden Sippen besitzt Galtonia eiförmige, halbeiförmige oder lanzettliche Samen mit einem rechteckigen, rautenförmigen oder dreieckigen Querschnitt und 3 oder 4 scharfen Längskanten oder mit 2 scharfen Kanten und einer stumpfen. Sie werden 4 - 5,7 mm lang und ihre größte Breite beträgt 2 - 4 mm. Trotz ihrer scharfen Kanten sind sie nicht geflügelt; das Endosperm springt bis in die Kanten vor.

(c) Die am weitesten abgeleiteten Samenformen besitzen von den untersuchten Gattungen Albuca, Dipcadi, Drimia, Pseudogaltonia und Urginea. Ihre Samen sind zu halb ovalen, ovalen, elliptischen oder seltener fast kreisrunden Scheiben von 3,5 - 8 mm Länge, 2,8 - 5 mm Breite, aber nur 0,3 bis etwa 1,5 mm Dicke zusammengedrückt. An den Schmalseiten steht das Ä.I. vom Endospermkörper mehr oder weniger weit ab und bildet einen schmalen (Dipcadi brevipes und D. durandianum) bis sehr breiten (Drimia, Urginea), rings umlaufenden Flügelsaum.

Von Flügeln abgesehen, führen die Samen der "Scilloideen" in der Regel keine Anhängsel. Nur die von Chionodoxa und einigen wenigen Scilla-Arten, wie Scilla bifolia (Abb. 3) und Scilla sibirica, machen eine Ausnahme. Sie tragen im Bereich der Mikropyle ein farbloses, aus stark vergrößerten, dünnwandigen, reichlich Lipoid-haltigen Zellen bestehendes Eläosom. Es geht, wie BRESINSKY (1963) gefunden hat, aus der äußeren Epidermis des Ä.I. hervor.

Die "Scilloideen" führen von Haus aus ein reichschichtiges Ä.I., das auch von den meisten Gattungen beibehalten wird. Nur in wenigen Sippen mit flachen, geflügelten (Drimia, Urginea) oder mit verhältnismäßig kleinen, tereten Samen (Chionodoxa, Hyacinthus bzw. Hyacinthella, Lachenalia, Massonia, Puschkinia, Scilla autumnalis und Sc.

bifolia, aber nicht den übrigen Scilla-Arten) vermindert sich die Schichtzahl. Gewöhnlich geht aus der äußeren Epidermis eine Phytomelan-Kruste hervor. Sie ist in der Regel dünner als bei den "Allioideen" und erreicht nur eine Dicke von 4 - 10 µ. Ausnahmen machen Endymion, Hyacinthus (Hyacinthella) und Massonia, bei denen die Krustenschicht 12 - 15 µ dick ist. Die Fähigkeit, Phytomelan zu erzeugen, fehlt nur wenigen "Scilloideen", nämlich den Gattungen Chionodoxa und Puschkinia sowie einigen Scilla-Arten, wie zum Beispiel Sc. bifolia und Sc. sibirica. Zwar degeneriert auch bei diesen die Außenepidermis des Ä.I. und bildet nicht selten eine fast strukturlose Schicht von 6 - 14 µ Dicke, aber sie ist blaß gelbbraun gefärbt und mehr oder weniger durchscheinend, ausgenommen Chionodoxa, das mit seiner dunkelbraunen, halb-transparenten Außenepidermis zu den schwarzsamigen Gattungen überleitet. Bei Puschkinia sind die äußeren Epidermiszellen stark vergrößert und Uhrglas-förmig eingesenkt; BRESINSKY (1963) schreibt ihnen die Funktion eines Eläosoms zu.

Die Zellen der äußeren Epidermis sind teils zu mehr oder weniger hexagonalen bis rechteckigen oder mitunter fast quadratischen (Camassia, Lachenalia, Massonia, Ornithogalum nutans, Puschkinia, Veltheimia), teils zu ziemlich unregelmäßig polygonalen (Chlorogalum, Endymion, Muscari, Pseudogaltonia, Scilla haemorrhoidalis und Sc. pratensis) Tafeln zusammengedrückt, werden aber bei den genannten Gattungen durch gerade, antikline Wände begrenzt. Nicht selten kommt es jedoch zu einer buchtigen Verzahnung der Radialwände, verbunden mit einer Längs- oder einer regellosen Längs- und Querstreckung der Zellen. Ansätze dazu finden sich bei Dipcadi, Scilla bifolia und Sc. sibirica sowie Schizobasis; am stärksten ist die Wellung der Zellgrenzen bei Albuca, Bowiea, Drimia, Galtonia und Urginea ausgeprägt.

Die Phytomelankruste ist bei den meisten Gattungen homogen, aber gelegentlich hyalin punktiert. Diese Nadelstich-artigen Poren sind weitaus feiner als bei Tulbaghia. Verhältnismäßig groß sind sie bei Dipcadi und Pseudogaltonia, während die Krustenschicht von Albuca, Chlorogalum pomeridianum, Eucomis, Schizobasis und Urginea (ausgenommen U. maritima) extrem feinporig durchbrochen ist.

Von der äußeren Epidermis abgesehen, besteht das Ä. I. aus mehr oder weniger abgeflachten, bis auf spärliche Plasmareste leere oder zum Teil Oxalatraphiden führende Zellen mit dünnen, blaß gelblich bis kräftig braun gefärbten Wänden. Nur vereinzelt kollabiert das Ä. I. teilweise oder ganz, am stärksten bei Chionodoxa, Drimia, Lachenalia, Massonia, Pseudogaltonia und den bleichsamigen Scilla-Arten. Eine Art Neotenie kennzeichnet das Ä. I. von Puschkinia, das, von der Außenepidermis abgesehen, nur aus drei Schichten besteht, die weitgehend mit fast farblosem, lipoidarmen Plasma ausgefüllt sind.

Bei einigen Gattungen und Arten ist das Ä. I. besonders vielschichtig, besteht aber aus dünnwandigen Zellen. Dadurch kommt es vielfach zu einer starken und, da die epidermale Krustenschicht dem keinen Widerstand entgegensetzt, schon äußerlich erkennbaren Schrumpfung der Samenschale. Sie ist namentlich bei Chlorogalum, Drimiopsis, Eucomis, Ornithogalum nutans, Schoenolirion und Veltheimia merklich und zum Teil grob runzelig.

Das I. I. degeneriert zu einer manchmal extrem dünnen, struktur- und farblosen oder seltener gelbbraun gefärbten Membran.

Beträchtliche Unterschiede zeigen die "Scilloideen" in ihrem Endosperm. Es speichert Aleuron, fette Öle und meist auch Reservezellulose in unterschiedlichem Ausmaß. Bei den Gattungen mit dicklichen Samen bestehen die subperipheren Schichten aus leicht radial gestreckten Zellen. Nur in der äußersten Schicht sowie in den zentralen Teilen herrschen isodiametrische Zellen vor. Zu den Ausnahmen von dieser Regel zählen einerseits Hyacinthus (Hyacinthella), Lachenalia, Massonia und Scilla haemorrhoidalis, bei denen die periphere Endospermlage durchwegs aus stark radial verlängerten Zellen besteht, sowie andrerseits Schizobasis und alle flachsamigen Gattungen, deren Endosperm sich aus isodiametrischen oder gelegentlich auch ein wenig abgeflachten Zellen zusammensetzt.

Bei den "Scilloideen" zeigt sich ein Zusammenhang zwischen der Wandverdickung der Endospermzellen und der Gestalt der Samen. Die mächtigsten Zellwände beobachtete ich bei den kleinen kugeligen Samen von Chionodoxa, Hyacinthus (Hyacinthella), Lachenalia, Massonia, Muscari,

Ornithogalum, Puschkinia und Scilla sibirica; sie erreichen regelmäßig eine Dicke von 12 - 20 μ. Das fand ich unter den "Scilloideen" mit eiförmigen Samen nur bei Bowiea und Scilla pratensis. Gewöhnlich beträgt die Wanddicke bei den Gattungen mit ei-, tropfen- oder flaschenförmigen Samen nur 4 - 8 μ. In diesem Rahmen hält sich trotz den stark abgeplatteten Samen auch Dipcadi (Abb. 9). Die übrigen flachsamigen Gattungen (Albuca, Drimia, Pseudogaltonia und Urginea) verzichten darauf, Reservezellulose zu speichern. Ihre Endospermzellen sind dünnwandig und ungetüpfelt.

Die Tüpfel sind wie bei den Alliaceen durchwegs kreisrund oder rundlich eiförmig, aber neigen anders als bei diesen zur Bildung radialer und oft auch tangentialer Zeilen. Der letzte Fall ist recht ungewöhnlich und außerhalb der "Scilloideen" äußerst selten. Am stärksten kommen diese Querzeilen auf den antiklinen Zellwänden der peripheren Endospermschicht von Schizobasis dinteri und Schoenolirion album zum Vorschein, weil sie hier häufig in tangentiale Bänder zusammenfließen.

Die Größe der Tüpfel ist korreliert mit der Wanddicke der Endospermzellen und dadurch auch mit der Gestalt der Samen. Der Tüpfel-Durchmesser liegt bei den Gattungen und Arten mit verhältnismäßig kleinen, kugeligen Samen und mächtigen Endosperm-Zellwänden zwischen 2 und 5 μ. Abnehmende Wandstärke induziert häufig eine Vergrößerung der Tüpfel. Das ist vor allem bei Dipcadi, Drimiopsis und Galtonia zu erkennen, bei denen die Zellwände nur 4 - 8 μ dick sind, die Tüpfel aber eine Breite von 4 - 18 μ zu erreichen pflegen. Während in den kleingetüpfelten Endospermzellen die Abstände zwischen den Tüpfeln den Durchmesser derselben bei weitem übertreffen, verhält es sich bei den drei zuletzt genannten Genera häufig umgekehrt.

Gewöhnlich ist das Endosperm der "Scilloideen" stärkefrei. Ausnahmen machen Eucomis bicolor mit regelmäßigem Stärke-Vorkommen in den innersten, durch den Embryo zerdrückten Endospermzellen (die Stärkekörner sind hier sehr klein und erreichen kaum einen Durchmesser von 2 μ) sowie Scilla bifolia mit einem regelrechten, wenngleich primitiven Stärke-Endosperm ähnlich Croomia und Paris. Dieses führt in fast allen Zellen kugelige und halb-eiförmige Stärkekörner, die einen mit einem Durchmesser von 2 - 5 μ, die anderen bis 8 μ lang. Stärkefrei bleibt nur die periphere Zellschicht und die Chalazanähe. In ihrem Gehalt an fetten Ölen stehen die stärkeführen-

den Zellen den stärkefreien nicht nach, ebensowenig in der Mächtigkeit ihrer Wände; eher übertrifft die Wandverdickung der stärkehaltigen Zellen die der peripheren Schicht.

Der Embryo der "Scilloideen" ist walzenförmig oder nicht selten am Keimblatt-Ende ein wenig angeschwollen. Häufig ist er ganz gerade, zum Teil auch schwach sichelförmig gebogen, aber kaum mehr als um 30°; nur bei Chlorogalum pomeridianum erreicht die Krümmung fast 45°. Im allgemeinen nimmt der Embryo die Endospermachse zu 4/5 oder fast ganz ein, seltener nur zu 3/4. Vereinzelt bleibt er wesentlich kürzer: das kommt bisweilen bei den flachsamigen Gattungen und etwas häufiger bei jenen mit kleinen, rundlichen Samen vor. Zu diesen gehören Chionodoxa, Lachenalia und Ornithogalum zum Teil, bei denen der Embryo gewöhnlich die halbe Endospermlänge erreicht oder sie ein wenig überragt, sowie Endymion, Puschkinia und die beiden blaßsamigen Scilla-Arten (Scilla bifolia und Sc. sibirica), deren Embryonen nur ein Fünftel bis ein Drittel der Endospermlänge ausfüllen.

Verwandtschaftsverhältnisse. Ihren Samenmerkmalen nach stehen die "Scilloideen" den Alliaceen nahe. Freilich fehlt ihnen die bei jenen verbreitete Tendenz zu einer nennenswerten Krümmung der Samenachse und die epidermale Krustenschicht der Testa ist gewöhnlich dünner als bei den Alliaceen. Auch gibt es unter den "Scilloideen" Fälle, denen eine solche ganz abgeht.

Nicht selten werden die Nebenblatt-artigen Flügel an den Filamenten der Lauche als Zeichen einer besonders nahen Verwandtschaft von "Allioideen" und Amaryllidaceen gedeutet; es gibt jedoch solche Stipeln tragende Staubblätter auch bei den "Scilloideen", wie die Gattungen Chionodoxa, Eucomis und Ornithogalum beweisen und Puschkinia ist sogar durch eine regelrechte Paracorolle ausgezeichnet (SCHAEPPI 1939). Der verwandtschaftliche Zusammenhang der "Scilloideen" mit den Amaryllidaceen ist demnach, trotz der abweichenden Blütenstände, kaum weniger eng als jener mit den Alliaceen.

Die "Scilloideen" sind der einzige größere Formenkreis der zwiebeltragenden (asparagoiden und anderen) Liliifloren, bei dem die primäre Archesporzelle regelmäßig eine Deckzelle abgliedert. Das wurde nach WUNDERLICH (1959) bisher bei folgenden Gattungen beobachtet: Albuca, Bowiea, Camassia, Dipcadi, Drimiopsis, Eucomis, Galtonia, Hya-

cinthus, Muscari, Ornithogalum, Scilla, Urginea und Veltheimia. Ausnahmen scheint es nicht zu geben. Dagegen fehlen den "Allioideen" in der Regel die Deckzellen, nur Agapanthus verhält sich in diesem Merkmal wie die "Scilloideen". Dieser Befund ist umso wertvoller, weil die Agapanthaceen auch in anderer Hinsicht zwischen den "Allioideen" und "Scilloideen" vermitteln.

Was die Entstehung von Embryosack und Endosperm angeht, so verhalten sich die "Scilloideen" weniger einheitlich. Der eine bildet sich teils nach dem Normaltypus (Drimiopsis, Galtonia, Veltheimia), teils nach dem Scilla-Typus (Ornithogalum, Scilla), das andere nukleär (Camassia, Hyacinthus, Scilla z.T., Urginea) oder helobial (Albuca, Bowiea, Dipcadi, Eucomis, Galtonia, Muscari, Ornithogalum, Puschkinia, Scilla z.T., Veltheimia). Eine ähnliche Variabilität in diesen Merkmalen gibt es auch bei den Amaryllidaceen.

Für einen näheren Zusammenhang mit den Alliaceen spricht dagegen die Abgliederung der Blüte vom Pedicellus bei Chlorogalum, Schizobasis und Schoenolirion, die häufig blauen Tepalen (was sich unter den "Allioideen" bei Agapanthus und manchen Brodiaeen wiederholt), die Reduktion der Zahl der Ovula in den Fächern des Fruchtknotens auf zwei oder gelegentlich eines bei Drimiopsis, Muscari, Scilla und Veltheimia sowie die durchwegs rundlichen Tüpfel im Endosperm.

Die Inhaltsstoffe der "Scilloideen" sind erst zum kleinsten Teil erforscht. Stereoide Saponine und herzwirksame Glykoside sind nach HEGNAUER (1963) nicht selten. Die erstgenannten gibt es bei den "Allioideen", wenigstens bei Agapanthus und Allium, wahrscheinlich auch noch anderweitig; Glykoside dagegen werden für die "Allioideen" nicht angegeben. Den eigentlichen Amaryllidaceen fehlen beide Stoffgruppen vollständig. Bei den Glykosiden der "Scilloideen" handelt es sich teilweise um Cardenolide, ähnlich jenen von Convallaria, teils um Bufodienolide, die es außerhalb der "Scilloideen" bei den Liliifloren nicht zu geben scheint. Cardenolide finden sich bei Ornithogalum, Bufodienolide bei Bowiea, Dipcadi und Urginea.

Tribusgliederung. Die "Scilloideen", die zu den Alliaceen, besonders aber zu den Agapanthaceen sowie zu den Amaryllidaceen Beziehungen aufweisen, verkörpern so gut wie

diese eine selbständige Familie. Diese hat den Namen Hyacinthaceen zu tragen. Der Einschluß von Bowiea, Chlorogalum und den damit verwandten Genera bedingt eine Unterteilung der Hyacinthaceen in die folgenden Triben:

1. Die Chlorogaleen. Zwiebel- oder Rhizompflanzen mit an der Sproßbasis rosettig gedrängten Laubblättern. Blütenstand schaftartig gestielt oder mit 1 - 2 Stengelblättern, aufrecht, einfach oder spärlich verzweigt, im ganzen oder die Teilblütenstände traubig, ohne sterile Äste. Blüten vom Pedicellus abgegliedert, weiß, gelblich oder grünlich, mit freien, postfloral nicht oder bei Chlorogalum nach Art der Caesieen schraubig zusammengedrehten Tepalen. Antheren epipeltat. Fruchtknoten mit zwei Samenanlagen in jedem Fach. Samen halbeiförmig oder schief tropfenförmig. Embryo wie die Samenachse meist deutlich gekrümmt.

Zu dieser rein nordamerikanischen Tribus gehören Chlorogalum, Schoenolirion und vielleicht auch Hemiphylacus, doch habe ich von diesem keine Samen gesehen. In einzelnen Merkmalen nähern sich die Chlorogaleen den Anthericeen, Asphodeleen und Caesieen, aber im großen Ganzen fügen sie sich besser in die Hyacinthaceen ein.

2. Die Bowieen. Zwiebelpflanzen. Alle Laubblätter grundständig, häufig nur an noch nicht blühreifen Pflanzen vorhanden. Blütenstand schaftartig gestielt, aufrecht oder windend, selten einfach traubig (Schizobasis flagelliformis), meist stark verzweigt mit traubigen Teilinfloreszenzen, mit sterilen Ästen oder ohne solche. Blüten vom Pedicellus abgegliedert oder nicht, niemals blau, mit freien, postfloral nicht zusammengedrehten Tepalen. Antheren schwach epipeltat. Fruchtknoten mit mehreren Samenanlagen in jedem Fach. Samen mehr oder weniger eiförmig. Embryo wie die Samenachse gerade oder fast gerade.

Hierher gehören die in Süd- und Ostafrika beheimateten Gattungen Bowiea und Schizobasis. Bei ihnen übernehmen häufig sterile Teilblütenstände die Aufgabe der Laubblätter. Der Besitz von Zwiebeln, die Samenmerkmale und das Vorkommen von Bufodienoliden bei Bowiea sprechen für einen nahen verwandtschaftlichen Zusammenhang mit den Scilleen. Dagegen besteht ein solcher mit Eriospermum sicher nicht, obwohl diese Gattung nach Meinung aller Autoren mit Bowiea und Schizobasis verwandt sein soll.

3. Die Scilleen. Zwiebelpflanzen. Blütenstand schaftartig gestielt, einfach traubig, seltener kopfig gestaucht. Blüten nicht vom Pedicellus abgegliedert, häufig blau gefärbt, mit freien oder röhrig verwachsenen, postfloral nicht zusammengedrehten Tepalen. Antheren epipeltat. Fruchtknoten mit 1 - 2 oder zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Samenform variabel. Embryo und Samenachse gerade oder schwach gebogen.

Diese artenreiche Tribus hat im südlichen Afrika und dem Mittelmeergebiet ihre reichste Entwicklung erlebt, ohne indessen der neuen Welt ganz zu fehlen (Camassia in Nordamerika, Scilla biflora in Chile). Zur Unterteilung der Scilleen, die erfahrungsgemäß besondere Schwierigkeiten macht, wird seit langem die Gestalt der Samen zu Hilfe genommen. Berücksichtigt man außerdem einige weitere, bisher gering geschätzte Merkmale, dann schälen sich einige recht natürliche Formenkreise heraus.

(a) Zu den ursprünglichsten Gattungen dieser Tribus gehören Camassia und Ornithogalum. Das zeigt sich in den freien, mehraderigen Tepalen, den vielsamigen Fruchtfächern und den rundlichen, schwarzkrustigen Samen mit dickwandigen, kleingetüpfelten Endospermzellen und einem meist wohlentwickelten Embryo.

Eine besondere Entwicklungslinie der Scilleen bilden die blaublühenden Gattungen. Namentlich bei den choritepalen Genera ist die Grenze gegenüber den weiß-, gelb oder grünblühenden Scilleen deutlich; mit zunehmender Syntepalie verliert sie sich.

(b) Für die ursprünglichste Gattung des blaublühenden Formenkreises halte ich Camassia. An sie schließen sich Endymion und Scilla eng an. Auch sie besitzen freie Tepalen, aber diese werden nur von einem einzigen Leitbündel durchzogen. Die Zahl der Samenanlagen beträgt meist 1 - 2 in jedem Fach. Überhaupt ist die Reduktion der Zahl der Ovula unter den blaublühenden Scilleen weiter verbreitet als bei den anderen. Dagegen behalten sie in der Regel ihre rundlichen, schwarzkrustigen Samen bei. Eine Ausnahme machen Scilla bifolia und Sc. sibirica mit einer farblosen und in der Nähe der Mikropyle ein Eläosom bildenden Außenepidermis des Ä. I. Auch ist der Embryo nicht selten kürzer als bei Camassia und Ornithogalum.

(c) Mit Scilla sind Chionodoxa und Puschkinia nahe verwandt, jedoch ist bei ihnen die Zahl der Samenanlagen

nicht so stark reduziert wie bei den meisten Scilla-Arten, von denen sie sich durch die kurz glockig verwachsenen Tepalen unterscheiden. Ihre Samenmerkmale sind eindeutig abgeleitet: eine Phytomelankruste ist nur angedeutet (Chionodoxa) oder fehlt ganz (Puschkinia); im ersten Fall besitzen die Samen, ganz wie die von Scilla bifolia und Sc. sibirica, ein Eläosom, im anderen ist die äußere Epidermis des Ä.I. in eine Lipoidschicht umgewandelt. Der Embryo ist höchstens halb so lang wie die Samenachse.

(d) Eine letzte Gattungsgruppe der blaublühenden Scilleen umfaßt Hyacinthus und Muscari im weiteren Sinn. Sie sind vor allem durch die starke Verwachsung der Tepalen ausgezeichnet. Die Samenanlagen sind bei Hyacinthus teilweise noch in Anzahl (bis 6), bei Muscari nurmehr paarweise in den Fächern des Fruchtknotens enthalten. Ihre Samen sind häufig ausgesprochen kugelig; die Phytomelankruste ist regelmäßig vorhanden und manchmal für die Tribus bemerkenswert kräftig. Auch der Embryo ist ohne Ausnahme wohl entwickelt. Neben diesen ursprünglichen Merkmalen weisen die Samen von Hyacinthus und Muscari aber auch ein abgeleitetes auf: die starke und fast durchgehende Radialstreckung der peripheren Endospermzellen. Das gibt es bei den anderen blaublühenden Scilleen nur selten.

(e) Aufgrund ihrer Samenmerkmale halte ich Lachenalia und Massonia für nahe mit Hyacinthus verwandt. Blaugefärbte Blüten kommen bei ihnen zwar nicht vor, aber vereinzelt besteht auch in der vorangehenden Gattungsgruppe die Neigung, die Anthozyane durch gelbe Farbstoffe zu ersetzen. Ihre Tepalen sind mehr oder weniger hoch miteinander verwachsen und die Fruchtfächer enthalten - im Gegensatz zu Hyacinthus und Muscari - zahlreiche Samen. Diese sind ziemlich klein und kugelig, führen eine schwarze Krustenepidermis, eine aus durchwegs stark radial gestreckten Zellen bestehende, periphere Endospermschicht und einen gut ausgebildeten Embryo. Massonia wird von HUTCHINSON (1934) und seither auch von anderen, wegen der gestauchten Blütenstandsachse von den Scilleen abgetrennt und zu einer eigenen Tribus erhoben. Angesichts ihrer engen Verwandtschaft mit Lachenalia ist das nicht nachahmenswert.

(f) Im Gegensatz zu den blaublühenden Scilleen, die alle einen kontinuierlichen Formenschwarm bilden, zerfallen die nicht blaublühenden Genera in mehrere isolierte Gruppen. Bei manchen

dürfte es sich um Abkömmlinge blaublühender Entwicklungslinien handeln (Lachenalia, Massonia), bei anderen sind entfernte Beziehungen zu Ornithogalum wahrscheinlicher. Das gilt namentlich für Drimiopsis, Eucomis und Veltheimia. Drimiopsis und Eucomis besitzen freie oder fast freie Tepalen, während Veltheimia ein langröhriges Perigon aufweist. Die Fruchtknotenfächer führen bei Eucomis mehrere, bei Drimiopsis und Veltheimia nur ein oder zwei Samenanlagen. Allen gemeinsam sind die großen, 5 - 8 mm langen ellipsoidischen, ei- oder tropfenförmigen, grob runzeligen Samen. Ihr Endosperm besteht ganz oder wenigstens in seinen peripheren Schichten aus isodiametrischen Zellen, seine Zellwände sind verhältnismäßig dünn und meist groß getüpfelt. Der Embryo nimmt die Samenachse zu drei Vierteln oder fast ganz ein. Eucomis ist darüber hinaus durch eine fein hyalin punktierte, epidermale Krustenschicht ausgezeichnet. Dieses Merkmal wiederholt sich bei den nachfolgenden Gattungsgruppen noch häufiger und ist bei ihnen auch stärker ausgeprägt.

Während die blaublühenden Scilleen in der Regel die rundliche Samenform beibehalten und in diesem Merkmal konservativ bleiben, in der Reduktion der Zahl der Samenanlagen und im Bereich der Samenschale (Verlust der Fähigkeit, Phytomelane zu erzeugen; Differenzierung von Eläosomen) aber zu Progressionen neigen, behalten die nicht blaublühenden Genera bis auf wenige Ausnahmen die ursprüngliche Vielsamigkeit ihrer Fruchtfächer und die schwarzkrustige Samenschale bei. Andrerseits erfreuen sich ihre Samen einer ungewöhnlichen Plastizität. Das kommt in Andeutungen schon bei der vorangehenden Gattungsgruppe zum Vorschein und steigert sich bei den folgenden; ihre Samen sind auf 1 - 4 Seiten abgeflacht, führen 3 - 4 scharfe Längskanten oder 2 scharfe Kanten und eine stumpfe, aber allermeist sind sie scheibenförmig zusammengedrückt und häufig ringsum geflügelt. Das Endosperm besteht aus isodiametrischen oder gelegentlich etwas abgeflachten, niemals radial gestreckten Zellen mit nur mäßig dicken Wänden und geräumigen Tüpfeln, wobei die Abstände zwischen den Tüpfeln dem Tüpfeldurchmesser gleichen oder etwas kleiner als dieser sind; vielfach sind aber die Endospermzellen ganz dünnwandig und ungetüpfelt. Die hierher gehörigen Genera verteilen sich auf drei, wohl konvergent entstandenen Gruppen:

(g) Drimia und Galtonia. Tepalen verwachsen. Samen bei Galtonia eiförmig, halb eiförmig oder lanzettlich,

im Querschnitt rechteckig, rautenförmig oder dreieckig, mit 2 - 4 scharfen Längskanten, ungeflügelt, bei Drimia flach scheibenförmig und breit geflügelt. Die äußeren Epidermiszellen der Samenschale stark buchtig verzahnt, ohne hyaline Punkte. Endospermzellen bei Galtonia mäßig dickwandig und groß getüpfelt, bei Drimia dünnwandig und ungetüpfelt.

(h) Dipcadi und Pseudogaltonia. Tepalen verwachsen. Samen flach scheibenförmig, bei Dipcadi ohne oder mit mäßig breitem, bei Pseudogaltonia mit sehr breitem Flügelsaum. Die äußeren Epidermiszellen der Samenschale in der Aufsicht polygonal, die antiklinen Wände gerade oder nur leicht geschwungen, die schwarze Krustenschicht dicht und sehr deutlich hyalin punktiert. Endospermzellen bei Dipcadi mäßig dickwandig und groß getüpfelt, bei Pseudogaltonia dünnwandig und ungetüpfelt.

(i) Albuca und Urginea. Tepalen frei. Samen flach scheibenförmig, bei Albuca mit schmalen oder mäßig breitem (ob immer?), bei Urginea mit sehr breitem Flügelsaum. Die äußeren Epidermiszellen der Samenschale stark buchtig verzahnt, meist dicht und sehr fein hyalin punktiert (Ausnahme: Urginea maritima). Die Endospermzellen haben in beiden Gattungen dünne Wände und sind ungetüpfelt. Trotz ihrer sicher nahen Verwandtschaft weichen Albuca und Urginea in der Bildung des Endosperms voneinander ab.

Die Amaryllidaceen sind die am stärksten abgeleitete und bei weitem formenreichste Gruppe der asparagoiden Liliifloren. In der hier angenommenen Umgrenzung zählt die Familie 63 Gattungen[1]), von denen mir jedoch nur zu einem kleinen Teil Samen zugänglich waren. Das ist auch kein Unglück, denn zahlreiche Gattungen besitzen höchst sonderbare Samen, die sich nicht mit jenen der übrigen Liliifloren vergleichen lassen. Für diese Untersuchung, deren Hauptziel die Aufhellung der verwandtschaftlichen Zusammenhänge innerhalb der Liliifloren ist, kommen in erster Linie die Gattungen mit regelmäßig gebildeten und somit verhältnismäßig konservativen Samen in Betracht.

---

1) nach TRAUB (1957), allerdings ohne die Agapantheen, Allieen, Gilliesieen, Hemerocallideen und Ixiolirieen.

Samenmerkmale. Soweit die Amaryllidaceen "reguläre", das heißt, für eine Trockenruhe eingerichtete Samen besitzen, sind diese anatrop (STENAR 1927) oder schwach gekrümmt; die Biegung ihrer Achse erreicht häufig 45°, aber nur selten 60°. Die Samen von Cyrtanthus sanguineus, dessen Ovula FARREL (1914) als kampylotrop beschreibt, fand ich nahezu anatrop. Wirklich kampylotrope Samen scheint es in dieser Familie nicht zu geben. Die Gestalt der Samen ist ein wichtiges Gattungsmerkmal.

(a) Kugelige, rundlich ellipsoidische, rundlich eiförmige, seltener auch länglich eiförmige, an beiden Enden stumpfe Samen kennzeichnen die Gattungen Corbularia, Galanthus, Leucojum, Narcissus, Pancratium illyricum und Sternbergia (sowie Lapiedra und Tapeinanthus, deren Samen ich allerdings nicht gesehen habe). Ihre Länge beträgt 2 - 4,5 mm, ihr Durchmesser schwankt zwischen 1,7 und 3 mm. Gewöhnlich tritt die Raphe nur wenig hervor, nur bei Pancratium illyricum und Sternbergia colchiciflora ist sie in einen 0,5- 0,7 mm hohen Wulst oder Flügelsaum umgebildet.

Ähnlich den Samen von Chionodoxa und Scilla bifolia tragen die von Galanthus und Leucojum vernum ein aus dünnwandigen, lipoidreichen Zellen bestehendes Anhängsel. Allerdings besteht zwischen den Eläosomen der Amaryllidaceen und der Scilleen ein grundlegender Unterschied: das Eläosom der Scilleen geht, wie es scheint, stets aus dem Ä. I. in der unmittelbaren Nähe der Mikropyle hervor (BRESINSKY 1963), wogegen das der Amaryllidaceen eine Wucherung der Chalazaregion ist.

(b) Während die europäischen Amaryllidaceen bis auf Pancratium maritimum terete Samen führen, herrschen bei den außereuropäischen Gattungen, sofern sie überhaupt für eine Trockenruhe eingerichtete Samen besitzen, mehr oder weniger abgeflachte Samenformen vor. Rundliche und deformierte Samen in einer Gattung gibt es selten. Das einzige mir bekannte Beispiel ist Pancratium. Die nicht schwimmfähigen Samen von P. illyricum, einer Gebirgspflanze, behalten die ursprüngliche, rundlich eiförmige Gestalt bei, wogegen die des Strandbewohnenden P. maritimum ähnlich jenen der bekannten gelben Wasser-Schwertlilie vor allem unter Be-

teiligung des mächtigen, als Schwimmkork ausgebildeten Ä. I. die Form dicklicher Scheiben annehmen. Bei den meisten flachsamigen Amaryllidaceen sind die Samen indessen viel stärker zusammengedrückt als bei Pancratium maritimum. Nicht selten springt auch die Raphe als Flügelsaum vor, was freilich, wie Pancratium illyricum und Sternbergia colchiciflora beweisen, nicht durch die Änderung der Samenform veranlaßt zu sein braucht. Ein schmaler, den flachen Endospermkörper rings umlaufender Flügelsaum findet sich bei Sprekelia, während die Samen von Cyrtanthus und Vallota am Mikropylende in einen langen, den Endospermkörper an Länge übertreffenden Flügel ausgezogen sind. Die scheibenförmigen Samen der Amaryllidaceen sind teils ziemlich klein, 2 bis kaum 4 mm lang und 1,4 - 2 mm breit (Cooperia, Haylockia, Zephyranthes), teils sehr stattlich und 7 - 12 mm lang bei einer mittleren Breite von 4 - 8 mm (Cyrtanthus, Habranthus, Pancratium maritimum, Sprekelia, Vallota). Niemals führen die abgeflachten Samen ein Eläosom.

Das Ä. I. stimmt im großen Ganzen mit den Verhältnissen bei den Alliaceen, Agapanthaceen und Hyacinthaceen überein. Es ist von Haus aus reichschichtig (Narcissus, Pancratium), aber vielfach geht die Zahl seiner Zellschichten auf einige wenige, meist vier, zurück. Das ist zumal bei den abgeflachten Samen häufig der Fall, aber auch bei Corbularia, Galanthus, Leucojum und Sternbergia. Aus der äußeren Epidermis geht bei den in diesem Merkmal ursprünglich gebliebenen Gattungen und Arten eine dünne, nur 4 bis höchstens 10 µ mächtige Phytomelankruste hervor. Wie bei den Hyacinthaceen mit ihrer gleichfalls dünnen, epidermalen Krustenschicht, bedeutet die abnehmende Mächtigkeit derselben den ersten Schritt zum gänzlichen Verlust der Fähigkeit, Phytomelan zu erzeugen. Den Hyacinthaceen geht sie nur selten ab, den Amaryllidaceen jedoch sehr häufig. Das gilt in erster Linie für viele tropische und kapländische Genera, kommt aber manchmal auch bei Sippen vor, deren Samen sich sonst im herkömmlichen Rahmen halten, wie Galanthus, Leucojum vernum (aber nicht den übrigen Arten dieser Gattung) und Sternbergia colchiciflora. Die farblose und vollständig kollabierte, äußere Zellschicht ihrer Samenschale erinnert ganz an die von Scilla bifolia. Die äußeren Epidermiszellen sind sowohl

bei den schwarz- wie bei den bleichsamigen Gattungen polygonale, manchmal fast regelmäßig hexagonale, in anderen Fällen ein wenig längs gestreckte und dann meist mehr oder weniger rechteckige Tafeln. Ihre Radialwände erscheinen von außen gesehen gerade oder höchstens schwach gebogen; buchtig verzahnt sind sie wohl nie, auch nicht bei den geflügelten Samen, ebensowenig fand ich die bei den Hyacinthaceen verbreiteten, hyalinen Poren in der Phytomelankruste.

Abgesehen von der äußeren Epidermis setzt sich das Ä.I. bei den Gattungen, in denen es reichschichtig entwickelt ist, aus mehr oder weniger abgeflachten, nur bei Pancratium maritimum zum größten Teil isodiametrischen, leeren, das heißt luftgefüllten, oder spärliche Plasmareste enthaltenden Zellen zusammen. Ihre Wände sind meist bräunlich gefärbt. Davon weichen auch die Gattungen mit wenigschichtigem Ä.I. meist nur unwesentlich ab, bloß sind die Zellen vielfach noch stärker zusammengedrückt und oft ganz farblos. Am stärksten ist das Ä.I. bei Sternbergia colchiciflora rückgebildet. Bei dieser Art besteht die Samenschale, soweit sich das am fertigen Samen beurteilen läßt, aus vier durchwegs kollabierten und keine leeren Lumina führenden Zellschichten. Davon sind die beiden äußeren farblos, die zwei inneren, davon scharf abgesetzt, tief dunkelbraun gefärbt. Sicher gehören die hyalinen Außenschichten dem Ä.I. an; die Herkunft der gefärbten Innenschichten ist fraglich, aber wahrscheinlich entsprechen sie dem I.I.

Das I.I. verliert bei der Reife gewöhnlich seine zelluläre Struktur. Es degeneriert zu einem dünnen, gelblichen oder häufig farblosen Film. Eine allerdings nicht ganz sichere Ausnahme macht die schon genannte Sternbergia mit ihrem kräftig tingierten, an Mächtigkeit dem Ä.I. ebenbürtigen I.I., dessen Zellgliederung einigermaßen gewahrt bleibt.

Das Endosperm speichert in der gewohnten Weise Aleuron, fette Öle und wenigstens bei den tereten Samen auch reichlich Reservezellulose. Stärke ist im Endosperm weiter verbreitet als bei den Alliaceen und Hyacinthaceen, bei den Gattungen mit "regulären" Samen allerdings immer nur in geringer Menge, sodaß sie bei diesen nicht oder höchstens ganz unwesentlich zur Ernährung des Embryos beiträgt.

(1) In den dicklichen Samen setzt sich das Endosperm zum größten Teil aus radial gestreckten Zellen zusammen, nur in der peripheren Zellschicht dominieren die isodiametrischen.

Eine Ausnahme machen Pancratium illyricum, bei dem auch die äußersten Endospermzellen oft etwas radial gestreckt sind und Leucojum mit überwiegend aus isodiametrischen Zellen bestehendem Endosperm. Die Wände, zumal der radial gestreckten Endospermzellen, sind durch Auflagerung von Reservezellulose verdickt. Ihre Mächtigkeit beträgt in den zentralen Endospermteilen 4 - 12 µ, bei Galanthus elwesii sogar bis 20 µ. Sie tragen scharf begrenzte und gelegentlich schwach behöfte Tüpfel, meist auch die antiklinen Wände der peripheren Zellschicht. Lediglich bei Pancratium und Sternbergia fand ich diese ganz oder nahezu ungetüpfelt. In der Anordnung und zum Teil auch in der Größe der Tüpfel bestehen zwischen den Gattungen einige Unterschiede.

(a) Tüpfel meist kreisrund, die Abstände zwischen den Tüpfeln stets größer als ihr Durchmesser.

(aa) Tüpfel 2 - 6 µ breit, schwach behöft, auf den Radialwänden der gestreckten Endospermzellen in wenigen, häufig 2 - 3, meist ziemlich deutlichen, antiklinen Zeilen: Galanthus, Pancratium illyricum, Sternbergia.

(bb) Tüpfel 1 - 4 µ breit, nicht oder schwach behöft, siebartig zerstreut, keine oder höchstens stark versetzte Zeilen bildend: Corbularia, Narcissus.

(b) Tüpfel kreisrund bis elliptisch, 2 - 10 µ breit, meist unbehöft, die Abstände zwischen den Tüpfeln wenigstens in den mittleren Endospermschichten so groß wie die Breite der Tüpfel oder kleiner als diese. Tüpfel niemals in radialen Zeilen: Leucojum, Pancratium maritimum.

(2) Das Endosperm der flachsamigen Genera besteht aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen. Die Speicherung von Reservezellulose tritt bei ihnen allmählich zurück. Bei den kleinsamigen Gattungen Cooperia, Haylockia und Zephyranthes bleiben auch die Tüpfel klein und behalten nicht selten ihren kreisrunden Umriß bei, auch übertreffen die Abstände zwischen ihnen gewöhnlich ihren Durchmesser, wogegen die großsamigen Gattungen Cyranthus, Habranthus und Sprekelia stark periklin ausgeweitete, elliptische oder abgerundet rautenförmige Tüpfel führen, die die dazwischen liegenden Wandflächen auf ein Netz schmaler, sich häufig diagonal kreuzen-

der Leisten einengen. Schlitz- oder leiterförmige Tüpfelung scheint es in dieser Familie allerdings nicht einmal bei den Gattungen mit an Reservezellulose armen Endosperm zu geben. Die Tüpfelung greift in diesem Fall gewöhnlich auf die antiklinen Wände der peripheren Zellschicht über. Nicht selten sind die Endospermzellen der flachsamigen Amaryllidaceen so dünnwandig, daß ihre rudimentären Tüpfel erst im Phasenkontrast zum Vorschein kommen.

Das weit verbreitete, wenngleich durchwegs sparsame Vorkommen von Stärke im Endosperm kann fast als Familienmerkmal der Amaryllidaceen gelten. Zwar besitzt von den Gattungen mit "regulären" Samen keine einzige ein eigentliches Stärkeendosperm, doch scheint andrerseits nur wenigen Gattungen Stärke im Endosperm auf jeden Fall abzugehen (Corbularia, Cyrtanthus, Haylockia, Narcissus, Vallota). Bei vielen Fällen von Stärkekörnern im Endosperm dürfte es sich allerdings um nicht ganz reife Samen handeln, doch ist es durchaus wahrscheinlich, daß häufig bestimmte Bezirke des Endosperms auch unter natürlichen Bedingungen Stärke erzeugen, wie zum Beispiel bei Sprekelia, wo die Stärke auf die innersten, dem Embryo anliegenden, zerdrückten Endospermzellen beschränkt ist. Häufiger treten die Stärkekörner zerstreut in den subperipheren und inneren Endospermzellen auf; die äußere Zellschicht bleibt davon frei. In der Regel sind die Stärkekörner kugelig und ziemlich klein, ihr Durchmesser beträgt 1 - 3 μ (Habranthus, Pancratium maritimum, Sprekelia, Sternbergia colchiciflora), seltener gibt es daneben auch eiförmige und ellipsoidische Stärkekörner, die unter Umständen eine Länge und Breite von 8 mal 5 μ erreichen können.

Der gerade oder schwach gekrümmte Embryo ist zylindrisch oder bei den abgeflachten Samen leicht zusammengedrückt. Seine Länge beträgt 3/5 bis 4/5 der des Endosperms, seltener ist er nur halb so lang wie dieses. Bei Haylockia pusilla war in allen untersuchten Samen bereits das erste Laubblatt deutlich entwickelt; es erreichte die halbe Länge des Keimblatts. Galanthus und Leucojum vernum, aber nicht die übrigen Leucojum-Arten, besitzen, wie viele "Frühlingspflanzen mit kurzer Entwicklungsperiode" (GOEBEL 1889), kleine, eiförmige oder kurz walzliche Embryonen. Sie erreichen nur ein Viertel bis ein Sechstel der Länge des Endosperms.

Den "regulären" Samen der Amaryllidaceen wie aller anderen Liliifloren wird bei der Reife so viel Wasser entzogen, daß dem Embryo dadurch eine Trockenruhe aufgezwungen wird. So wies SCHLIMBACH (1924) für die Samen von Leucojum aestivum einen Wassergehalt von nur 12,7% und für die von Hippeastrum einen solchen von 24,8% nach; das sind Zahlen, wie sie auch sonst unter den Liliifloren verbreitet sind. Dagegen gehen die Samen von Galanthus nivalis mit einem Wassergehalt von 58% bereits über das gewohnte Maß hinaus. Trotzdem sind sie noch zu einer Trockenruhe befähigt, weshalb sie zu den "regulären" Samen gezählt werden können.

Bei den noch mehr Wasser enthaltenden Samen von Amaryllis belladonna, Clivia, Haemanthus, Hymenocallis und Nerine, deren Wassergehalt nach SCHLIMBACH (1924) zwischen 76 und 86% liegt, und erst recht jenen von Crinum, die zu mehr als 92% aus Wasser bestehen, erfolgt die Keimung unverzüglich nach der völligen Entwicklung des Embryos, die kontinuierlich verläuft und durch keine Ruhepause unterbrochen wird. Die Ausstreuung der Samen erfolgt bei diesen Gattungen zu einem Zeitpunkt, an dem der Embryo noch ganz winzig ist. Echte Viviparie, das heißt, die Keimung der noch mit der Mutterpflanze zusammenhängenden Samen, gibt es in dieser Familie nur ausnahmsweise.

Die saftigen, wasserreichen Samen sind durchwegs groß, kugelig, ei- oder keulenförmig und häufig grün gefärbt; eine Phytomelankruste gibt es bei ihnen nicht. Calostemma, Clivia, Haemanthus und Hymenocallis besitzen bitegmische Samen mit einem wohlentwickelten Endosperm. Insofern stimmen sie mit den "regulären" Gattungen überein. Wichtigster Reservestoff ist die Stärke, aber wahrscheinlich gibt es daneben auch wasserlösliche Kohlehydrate. Die Stärke wird außer im Endosperm, dem sie bei den weichsamigen Amaryllidaceen bis auf Crinum nie zu fehlen scheint, meist auch in den Integumenten gespeichert, vor allem wenn das äußere, wie bei Hymenocallis, Chlorophyll führt.

Noch stärker modifizieren Amaryllis belladonna, Boophane, Brunsvigia, Crinum und Nerine den ursprünglichen Bauplan der Liliifloren-Samen, indem sie nurmehr ein einziges Integument entwickeln und bei Crinum auch das noch fehlen kann. Die peripheren Schichten der Samenschale sind bei diesen Beispielen in der Regel grün und das Integument

führt mit Ausnahme von Crinum Stärke wie das Endosperm. Ganz paradox sind die Samen von Nerine: (1) Die äußere Epidermis ihres Integuments führt funktionsfähige Spaltöffnungen[1] und (2) das Integument übernimmt zu einem wesentlichen Teil die Speicherfunktion des Endosperms, das seinerseits nur mäßig entwickelt ist (SCHLIMBACH 1924).

Den letztmöglichen Schritt in der Vereinfachung der Samen tut das von SCHLIMBACH untersuchte Crinum asiaticum. Integumente werden hier nicht angelegt und auch der Nucellus wird vom mächtig anschwellenden Endosperm zerstört. Die Samen entsprechen demnach einem nackten Endosperm; in ihren äußeren Zellschichten findet sich Chlorophyll, doch läßt seine Epidermis Stomata vermissen; sie ist vielmehr von Kork überzogen. Mit einem Wassergehalt von über 92% sind die Samen dieser Art die wasserreichsten von allen Liliifloren. SCHLIMBACH gelang es nicht, im Endosperm Stärke, Zucker oder andere Speicherstoffe aufzufinden. Der Embryo entwickelt sich wie bei allen Amaryllidaceen mit saftreichen Samen verspätet und ist bei der Fruchtreife noch klein und ungegliedert.

Verwandtschaftsverhältnisse. Wuchsform, die schaftartig gestielten Blütenstände, die meist wohlentwickelten Septalnektarien, die gametophytischen und Samenmerkmale, endlich das massenhafte Vorkommen von schleimführenden Raphidenzellen und -schläuchen sprechen für enge Beziehungen zwischen den Alliaceen, Hyacinthaceen und Amaryllidaceen. Auch die Anthericaceen, Asphodelaceen und Hemerocallidaceen stehen ihnen kaum allzu fern und es ist BELVAL (1938) durchaus beizupflichten, wenn er die Vereinigung der "Allioideen" und Amaryllidaceen in einer Familie aufgrund der scheindoldigen Infloreszenzen für nicht weniger willkürlich hält als die Zusammenfassung von Agave und Amaryllis aufgrund ihres mit dem Perigon verwachsenen Fruchtknotens. Nach BELVAL stimmen die Reservekohlehydrate der vegetativen Organe nicht nur bei den "Allioideen" und Amaryllidaceen, sondern auch bei den Asphodeleen und bei Polyanthes gut miteinander überein. Es scheint sich hier um ein weiteres, für die asparagoiden Liliifloren oder wenigstens ihre kapselfrüchtigen Familien bezeichnendes Merkmal zu handeln, nur läßt es sich vorerst mangels

---

[1] Nach NETOLITZKY (1926) finden sich auch in der Samenschale von Hymenocallis (einschließlich Ismene) Stomata.

weiterer Untersuchungen noch nicht recht auswerten.

Auch die Nebenblatt-artigen Flügel der Filamente, die sich bei vielen Gattungen zu einer Paracorolle vereinigen, verraten, daß die Amaryllidaceen nicht nur mit den Alliaceen, sondern kaum weniger eng mit den Hyacinthaceen verwandt sind.

In ihren gametophytischen Merkmalen sind die Amaryllidaceen wenig einheitlich. Allen gemeinsam ist nur die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle. Ixiolirion, die einzige Ausnahme, gehört auch auf Grund anderer Unterschiede in eine eigene Familie. Die primäre Archesporzelle gliedert häufig eine Deckzelle ab (Clivia, Galanthus, Haemanthus, Phaedranassa, Ungernia), doch kann sie auch unmittelbar in die Embryosack-Mutterzelle übergehen (Cooperia, Crinum, Eucharis, Zephyranthes). Der Embryosack entsteht überwiegend nach dem Normaltyp, doch gibt es daneben auch Beispiele für den Scilla-Typus (Crinum, Pancratium); das Endosperm bildet sich teils nukleär (Amaryllis, Calostemma, Crinum, Galanthus, Hymenocallis, Leucojum, Narcissus, Nerine, Phaedranassa), teils helobial (Cooperia, Hippeastrum, Vallota, Zephyranthes).

Von den übrigen, zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren divergieren die Amaryllidaceen durch die folgenden Merkmale:

(a) Ihre Blütenstände entspringen axillär; die Zwiebeln besitzen eine terminale Sproßknospe und wachsen daher monopodial (IRMISCH 1850). Bei den angeblichen Ausnahmen von dieser Regel (Alstroemeria) handelt es sich nicht um Amaryllidaceen. Im Gegensatz dazu sind die Infloreszenzen der Alliaceen, Agapanthaceen, Hyacinthaceen wie die von Hemerocallis und Ixiolirion endständig.

(b) Sämtliche Amaryllidaceen enthalten für die Familie oder Gattung spezifische Alkaloide (WILDMAN 1960). Andrerseits ist die ganze Familie saponinfrei (HEGNAUER 1963). Den "Allioideen" und "Scilloideen" fehlen Alkaloide, dafür sind bei ihnen Stereoidsaponine verbreitet.

(c) Die Blüten der Amaryllidaceen sind epigyn.

Dazu gesellen sich einige weitere Eigentümlichkeiten, die aber nur einen Teil der Familie auszeichnen, so die Paracorolle,

die bisulculaten Pollen [1], poricide Antheren und Chalaza-Eläosomen [2], die Beerenfrüchte von Apodolirion, Clivia, Cryptostephanus, Gethyllis, Haemanthus und Klingia, die wasserreichen, nicht selten sogar assimilierenden Samen, die Verminderung der Integumente auf ein einziges und seine häufige Ausbildung als Ectosperm, wie TROLL (1960) die in Speicherorgane umgewandelten Integumente nennt.

Alle genannten Neuerungen sind wenigstens unter den zwiebelartigen Liliifloren auf die Amaryllidaceen beschränkt. Andrerseits fehlen in dieser Familie mehrere von den für die Alliaceen und Hyacinthaceen bezeichnenden Progressionen. So führen die Amaryllidaceen in den Wurzeln ziemlich ursprüngliche, häufig leiterförmig durchbrochene Gefäße, während die Alliaceen im Metaxylem der Wurzeln stark abgeleitete Tracheen aufweisen (CHEADLE und TUCKER 1961). Ferner gibt es bei den Amaryllidaceen weder die kampylotropen Samen noch die Knoblauchöle vieler "Allioideen", noch die blauen Blüten und buchtig gewellten Zellgrenzen der Testaepidermis vieler Alliaceen und Hyacinthaceen, noch die hyalin perforierte Phytomelankruste von Tulbaghia und manchen Hyacinthaceen.

Keinen unmittelbaren verwandtschaftlichen Zusammenhang finde ich zwischen den Amaryllidaceen und Hemerocallis. Ganz abgesehen von den endständigen Infloreszenzen, dem freien

---

1) Nach ERDTMAN (1952) gibt es bei den folgenden Amaryllidaceen-Gattungen bisulculate Pollen: Amaryllis, Ammocharis, Boophane, Brunsvigia, Crinum, Hessea, Nerine und Strumaria. Zugleich haben diese Genera ohne Ausnahme grüne und wenigstens zum Teil unitegmische Samen.

2) Die beiden zuletzt genannten Merkmale kennzeichnen die Galantheen. Diese Tribus steht in ihrer Familie überhaupt etwas isoliert, besonders durch das Fehlen der sonst regelmäßig vorhandenen Septalnektarien. An ihre Stelle tritt bei Galanthus ein Nektar sezernierender Diskusring, der die Griffelbasis umgibt, und bei Leucojum sind die Septalnektarien in den keulig angeschwollenen Griffel gerückt (SCHNIEWIND THIES 1897). Schließlich fand PANKOW (1958) bei Galanthus an Stelle des sonst bei den asparagoiden Liliifloren mit Ausnahme der Hypoxidaceen verbreiteten Sekretionstapetums ein amöboides Tapetum.

Fruchtknoten, dem Fehlen von Septalnektarien und Alkaloiden weicht Hemerocallis durch ihre nach Art vieler Anthericeen und Asphodeleen spindelförmig verdickten Wurzeln, ihre mächtige Phytomelankruste und die meist schlitz- oder leiterförmig getüpfelten Endospermzellen, nicht nur von Amaryllidaceen, sondern den ganzen zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren ab.

Ixiolirion, das von fast allen Autoren zu den Amaryllidaceen gerechnet wird, unterscheidet sich von diesen und den übrigen zwiebeltragenden Liliifloren durch die simultane Teilung der Pollenmutterzelle (STENAR 1925). Auch sind die Blütenstände in der Regel nicht schaftartig gestielt, sondern die Stengel tragen wenigstens unterwärts Laubblätter, zumindest bei wohlentwickelten Pflanzen. Das gibt es weder bei den "Allioideen" noch bei den Amaryllidaceen und selbst bei den "Scilloideen" kommt dieses Merkmal einzig bei den Chlorogaleen vor. Auch die Blütenstände stimmen nicht oder jedenfalls nicht immer mit jenen der Amaryllidaceen überein. Wenigstens bei Ixiolirion montanum fand ich regelmäßig thyrsoide Blütenstände, bei denen die Internodien der Hauptachse zwischen den schraubeligen Teilinfloreszenzen deutlich gestreckt sind. Nur an schwächlichen Pflanzen nehmen die Infloreszenzen scheindoldigen Habitus an. Schließlich sind die Tragblätter der Teilinfloreszenzen bei Ixiolirion im Gegensatz zu jenen fast aller Amaryllidaceen krautig und die Tepalen sind durch eine nicht nur gegenüber den Amaryllidaceen, sondern gleichermaßen gegenüber den Alliaceen, Agapanthaceen und Hyacinthaceen auffallend zarte Textur ausgezeichnet; dadurch wird die Anspielung an eine Iridacee im Gattungsnamen verständlich.

Von den Amaryllidaceen im engeren Sinn divergiert Ixiolirion außerdem durch den terminalen Blütenstand, das Fehlen von Alkaloiden und die blauen Blüten; ein Merkmal, das es bei den Amaryllidaceen nur äußerst selten gibt. Einzig Griffinia blüht regelmäßig violett. Schließlich läßt sich Ixiolirion aufgrund seiner Samen von den echten Amaryllidaceen abtrennen.

Samenmerkmale. Die Samen von Ixiolirion sind anatrop mit gerader oder fast gerader Achse, ei- oder tropfenförmig und am Mikropylende zugespitzt. Dadurch erinnern sie viel eher an die mancher "Scillioideen" als an jene der mir bekannten Amaryllidaceen. Ihr Querschnitt ist kreisrund oder andeutungsweise gleichseitig dreieckig mit breit abgerundeten Kanten. Die Länge der Samen beträgt 4 - 6 mm, ihr Durchmesser 1,8 - 2,7 mm.

Aus der äußeren Epidermis des stets mehrere Zellschichten umfaßenden Ä. I. entsteht eine dünne, 5 - 10 μ dicke Phytomelankruste. Ihre Zellen sind meist ein wenig längs gestreckt und von außen gesehen teilweise hexagonal, zum Teil nehmen sie fast rechteckige Formen an. Die antiklinen Wände sind gerade.

Das übrige Ä. I. besteht aus stark abgeflachten Zellen mit dünnen, rotbraunen bis fast farblosen Wandbelägen. Ihre durch die Abplattung stark eingeengten Lumina sind leer, das heißt luftgefüllt, oder sie führen Spuren von degeneriertem Plasma.

Das vollständig zerdrückte, farblose I. I. bietet gegenüber dem der meisten anderen, schwarzsamigen Liliifloren keine Besonderheiten.

Das Endosperm besteht aus dickwandigen und zum größten Teil radial gestreckten Zellen, ausgenommen die periphere Zellschicht, in der mehr oder weniger zahlreich isodiametrische Zellen eingestreut sind (mitunter besteht sie fast ganz aus solchen). Die engröhrigen Tüpfel sind kreisrund mit einem Durchmesser von 2 - 3 μ oder quer elliptisch mit einer größten Breite von ungefähr 4 μ. Auf den Radialwänden der gestreckten Endospermzellen stehen die Tüpfel in 1 - 2 ziemlich deutlichen Längszeilen. Einzig auf den antiklinen Wänden der peripheren Zellschicht tritt die Tüpfelung zurück. Außer den gewöhnlichen Reservestoffen führt das Endosperm auch Stärke, allerdings nur in den innersten, degenerierten Zellen, die den Embryo umgeben. Nie fand ich in den wohlentwickelten, radial gestreckten und getüpfelten Zellen Stärkespuren. In diesem Merkmal erinnert Ixiolirion an Sprekelia und Triteleia.

Der gerade, walzenförmige Embryo füllt fast die ganze Länge des Endosperms aus.

Verwandtschaftsverhältnisse. Vernachlässigt man die Merkmale, in denen Ixiolirion außer mit den Amaryllidaceen auch mit vielen Alliaceen und Hyacinthaceen übereinstimmt, dann bleibt die Epigynie das einzige "Amaryllidaceen-Merkmal" dieser Gattung. Angesichts der zahlreichen Differenzen zwischen den beiden Sippen ist das kein Grund für die Annahme eines näheren verwandtschaftlichen Zusammenhangs. Nahe Verwandte scheint Ixiolirion überhaupt nicht zu haben. Die Gattung dürfte eher entfernt mit

Aphyllanthes,
den Asphodeleen,

den Caesieen,
den "Scilloideen" und
mit Simethis zusammenhängen.

An Aphyllanthes erinnert sie durch ihre syntepalen, blauen Blüten ähnlich zarter Textur und den langen, geraden Embryo, an die Asphodeleen durch den unterwärts belaubten Stengel, den Teilungsmodus der Pollenmutterzelle (Aphyllanthes und Simethis sind daraufhin nicht untersucht) sowie den langen Embryo, an die Caesieen durch die belaubten Stengel, Farbe und Textur der Tepalen sowie die zusammengesetzte Infloreszenz, an die Hyacinthaceen, zumal manche Scilleen, durch die Zwiebeln, die Samenform und den langen, geraden Embryo, an Simethis endlich durch den unterwärts belaubten Stengel, die zusammengesetzten Blütenstände und wiederum den Embryo. Allen genannten Sippen gemeinsam ist die gerade oder fast gerade Samenachse und, soweit bekannt, die Abgliederung von Deckzellen (sicher bei Aphyllanthes, den Asphodelaceen, Ixiolirion und den Hyacinthaceen) sowie das helobiale Endosperm (nachgewiesen für Aphyllanthes, die Asphodelaceen, Caesia, Ixiolirion und viele Hyacinthaceen).

XIII. Die Hypoxidaceen.

Diese kleine Familie - sie zählt im ganzen 7 Gattungen - steht unter den asparagoiden Liliifloren etwas isoliert. Soweit sich verwandtschaftliche Zusammenhänge abzeichnen, deuten sie auf verhältnismäßig primitive Familien, besonders die Asteliaceen hin. Mit den unmittelbar vorangehenden Familien hat diese Familie wie auch der nachfolgende Formenkreis nichts zu tun.

Samenmerkmale. Zur Untersuchung standen mir Samen von Curculigo glabrescens und mehreren Hypoxis-Arten zur Verfügung. Die regelmäßig anatropen Samen sind rundlich eiförmig mit kreisrundem Querschnitt oder fast kugelig. Die Raphe tritt in der Regel als kräftiger Wulst hervor; am Hilum - bei Curculigo glabrescens (Abb. 23) außerdem an der Chalaza - ist sie in einen Höcker vorgezogen. Die Länge der Samen beträgt 0,7 - 2,5 mm.

Das Ä. I. setzt sich aus wenigen Zellschichten zusammen, von denen die Außenepidermis palisadenförmig gestreckt ist und wie bei Astelia, Cordyline, Dianella, Geitonoplesium und Simethis eine ungewöhnlich mächtige, 100 - 180 μ dicke Phytomelankruste erzeugt. Von außen gesehen sind die

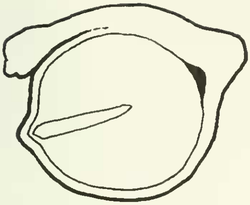


Abb. 23: Längsschnitt durch einen Samen von Curculigo glabrescens. 12 mal vergrößert.

Epidermiszellen bei Hypoxis isodiametrisch sechseckig, bei Curculigo glabrescens dagegen längs gestreckt und fast lanzettlich. Ihre Außenwand ist flach oder schwach bis halbkugelig gewölbt oder in stumpf kegelförmige Papillen vorgezogen; durch diese erscheinen die Samen schon bei schwacher Vergrößerung häufig fein warzig.

Die übrigen Schichten des Ä.I. sind stark zusammengedrückt und kollabieren vielfach ganz. Ihre dünnen Zellwände sind blaß bis kräftig rotbraun gefärbt, ihre Lumina erscheinen, soweit sie erhalten bleiben, leer oder sind mit dunkel rotbraunen Phlobaphen-artigen Massen ausgefüllt.

Das I.I. ist farblos und wird bei Hypoxis unter Verlust seiner Zellstruktur in eine äußerst dünne Membran umgeschmolzen. Bei Curculigo glabrescens besteht es aus dünnwandigen, farblosen, abgeflachten und streckenweise auch zusammengedrückten, sonst aber ein schmales, scheinbar leeres Lumen führenden Zellen.

Das Endosperm setzt sich, wie immer bei Samen mit einer ähnlich massiven Krustenepidermis, aus dünnwandigen, ungetüpfelten und im wesentlichen isodiametrischen Zellen zusammen. Es speichert Aleuron und fettes Öl; Reservezellulose und Stärke fehlen dagegen.

Der schlank zylindrische Embryo ist wie die Samenachse gerade. Er nimmt ungefähr 2/3 von der Länge des Endosperms ein. BENTHAM und HOOKER (1883) nennen den Embryo von Curculigo "parvus"; für den von C. glabrescens trifft das nicht zu (Abb. 23).

Verwandtschaftsverhältnisse. Von den älteren Autoren wurden die Hypoxidaceen wegen ihrer schaftartig gestielten Blütenstände, ihren epigynen Blüten und dem sechszähli-

gen Andrözeum [1] zu den Amaryllidaceen gerechnet, von denen sie allerdings in vielen und schwerwiegenden Merkmalen abweichen.

So fehlen den Hypoxidaceen Alkaloide, während solche bei den Amaryllidaceen allgemein verbreitet sind.

Viele Hypoxidaceen sind durch knollige Rhizome ausgezeichnet; nie gibt es bei ihnen Zwiebeln.

Ihre Laubblätter sind dreizeilig angeordnet; bei den Amaryllidaceen ist Distichie die Regel.

Die Stomata der Hypoxidaceen werden von zwei deutlichen Nebenzellen flankiert (SCHARF 1892); bei den Amaryllidaceen fehlen solche.

Die Schäfte der Hypoxidaceen führen nur einen Kreis von Leitbündeln (SCHARF 1892); bei den Amaryllidaceen stehen die Bündel in den Schäften in mehreren, konzentrischen Kreisen (EBERSTALLER 1915).

Die primäre Infloreszenzachse ist in der Regel nicht wie bei den Amaryllidaceen gestaucht.

Im Gegensatz zu den Amaryllidaceen bis auf Galanthus besitzen die Hypoxidaceen ein amöboides Tapetum.

Die Griffel der Hypoxidaceen sind ausgesprochen kurz, die der Amaryllidaceen gewöhnlich lang und schlank.

Die Samen sind durch eine mächtige Phytomelankruste gepanzert; bei den Amaryllidaceen ist diese, soweit vorhanden, stets dünn.

Verwandtschaftliche Zusammenhänge zwischen den Amaryllidaceen und Hypoxidaceen können aufgrund dieser Unterschiede getrost ausgeschlossen werden. Viel eher lassen sich Curculigo und Hypoxis mit den Asteliaceen vergleichen und mit einiger Berechtigung kann man sie als einen vorwiegend afrikanischen Zweig der im altpazifischen Raum wurzelnden, primitiven asparagoiden Liliifloren betrachten. Freilich haben sich Hypoxidaceen und Asteliaceen selbständig weiterentwickelt und vor allem die erstgenannten haben eine beachtliche Zahl abge-

---

[1] Die Zugehörigkeit von Pauridia mit nur drei Staubblättern zu dieser Familie hat erst DE VOS (1949) erkannt.

leiteter Merkmale angehäuft. Trotzdem erhielten sich in beiden Formenkreisen gemeinsame Merkmale, wie die von Nebenzellen umgebenen Stomata, die häufig mit langen, einzellreihigen Haaren bekleideten Blütenstände [1], die kurzen Griffel oder Styluli und nicht zuletzt die weitgehend übereinstimmenden Samen, die auf einen gemeinsamen Ursprung schließen lassen.

Die gametophytischen Merkmale der Hypoxidaceen sind recht genau bekannt. Bemerkenswert ist zunächst das bei allen untersuchten Arten nachgewiesene Antheren-Periplasmodium. Dadurch unterscheidet sich die Familie von allen übrigen asparagoiden Liliifloren bis auf Galanthus und erinnert an die Conostylideen und Haemodoreen. Die primäre Archesporzelle geht ohne eine Deckzelle abzugliedern in die Embryosack-Mutterzelle über und das Endosperm bildet sich teils helobial, teils nukleär (STENAR 1925, 1938; DE VOS 1948, 1949).

XIV. Die knollentragenden Gattungen Cyanella, Walleria und Eriospermum.

Zu diesem Formenkreis zählen acht Gattungen, die sich durch dicke Rhizomknollen, einen pfriemlichen oder fadenförmigen Griffel und bis auf Eriospermum poricide oder an der Spitze mit kurzen Schlitzen aufreißende Antheren ausweisen. Ihr verwandtschaftlicher Anschluß wurde bei ganz verschiedenen Familien gesucht. Einen näheren Zusammenhang zwischen den meisten von ihnen nahm zwar bereits BAILLON (1892) an, allerdings ohne sie von den Conostylideen zu unterscheiden, mit denen sie nicht viel gemein haben. Erst HUTCHINSON (1934) erkannte die Eigenständigkeit dieser Gattungsgruppe, nicht aber die Beziehungen zwischen Eriospermum und den übrigen Gattungen.

Aus diesem im ganzen reichlich rätselhaften Formenkreis hatte ich nur von den drei Gattungen Cyanella, Eriospermum und Walleria Samen zur Hand. Sie weichen nicht unerheblich voneinander ab und sollen deshalb einzeln beschrieben werden.

---

[1] HUMMEL und STAESCHE (1962) geben für die "Hypoxidoideen" mehrzellreihige und am Ende büschelige Haare an. Das trifft jedoch nur für die Conostylideen zu, die häufig, wenn auch wahrscheinlich zu Unrecht, für Verwandte der Hypoxidaceen gehalten werden.

C y a n e l l a . Die Samen sind regelmäßig anatrop, eiförmig oder rundlich eiförmig und im Querschnitt kreisrund. Ihre Länge schwankt zwischen 1,5 - 2,5 mm, ihr Durchmesser beträgt 1,4 mm.

Das Ä. I. besteht aus 4 oder meist 5 Zellschichten, von denen die äußere kollabiert und dabei eine dünne, nur 2 - 3 µ mächtige Krustenschicht erzeugt. Die antiklinen Wände der Außenepidermis sind häufig etwas geschwungen, aber nicht eigentlich wellig verzahnt. Zwischen den meist unregelmäßig polygonalen Epidermiszellen finden sich allenthalben elliptische eingestreut, die an in ihrer Entwicklung stecken gebliebene Spaltöffnungs-Mutterzellen erinnern.

Abgesehen von der äußeren Epidermis sind die Zellen des Ä. I. überwiegend isodiametrisch oder etwas abgeflacht. Die Zellwände sind dünn und leicht bräunlich gefärbt; die Lumina erscheinen fast leer.

Das I. I. ist im reifen Samen farblos und stark kollabiert. Dabei degeneriert die periphere Schicht stärker als die innere. Im ganzen ist das I. I. von Cyanella ein wenig kräftiger als beispielsweise jenes der zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren. Die Zellumina bleiben zum Teil wenigstens andeutungsweise erhalten und erscheinen auf den Querschnitten als haarfeine Spalten, aber häufig verschwinden sie auch ganz und mit ihnen das letzte Zeichen zellulärer Struktur.

Das Endosperm speichert außer Aleuron und fettem Öl stets etwas Reservezellulose in Form von dünnen oder mäßig kräftigen Wandbelägen. Stärke fehlt im reifen Samen vollkommen. Die Zellen sind isodiametrisch oder in den äußeren Schichten leicht radial gestreckt. Die Tüpfelung hängt vom Ausmaß der Wandverdickung ab. C y a n e l l a h y a c i n t h o i d e s besitzt ziemlich dünnwandige Endospermzellen mit kaum oder nur andeutungsweise getüpfelten Wänden; C. l u t e a ist dagegen durch merklich mächtigere Zellwände mit scharf begrenzten und in den inneren Endospermschichten - das ist zugleich das Areal der stärksten Wandverdickung - sogar schwach behöften Tüpfeln ausgezeichnet. Nur der verhältnismäßig dünnwandigen peripheren Endospermschicht fehlen die Tüpfel beinahe ganz. Die Tüpfel von C. l u t e a sind groß, kreisrund oder rundlich elliptisch und 6 - 15 µ breit. Die Abstände zwischen den Tüpfeln entsprechen dem Tüpfel-Durchmesser oder sind kleiner als dieser.

Der gedrungen walzenförmige Embryo ist wie die Samenachse gerade oder höchstens ganz schwach gekrümmt und nimmt

ein Drittel oder die Hälfte der Länge des Endosperms ein. Sein Hypokotyl ist bisweilen etwas angeschwollen.

Ähnliche Samen wie Cyanella besitzen nach BENTHAM und HOOKER (1883) Conanthera, Tecophilaea und Zephyra. Auch jene von Odontostomum scheinen sich nicht wesentlich davon zu unterscheiden. Cyanastrum und Walleria, die von HUTCHINSON ebenfalls zu den Tecophilaeaceen gestellt werden, lassen sich indessen auch aufgrund ihrer Samenmerkmale kaum mit diesen in einer Familie unterbringen.

Walleria. Die Samen von Walleria nutans (Abb. 24) sind anatrop, länglich ellipsoidisch bis schwach bohnenförmig mit gerader oder leicht gekrümmter Längsachse und kreisrundem Querschnitt. Ihre Länge beträgt 5 - 6 mm, ihr Durchmesser 3 - 4 mm. Sie sind über und über mit stumpfen Warzen bedeckt, die, das Gebiet der Chalaza und Mikropyle ausgenommen, in ungefähr 20 nicht ganz deutlichen Längsreihen angeordnet sind. Diese Warzen sind in der Überzahl halbkugelig oder höchstens so hoch wie breit, aber im Chalazagebiet strecken sie sich zapfenförmig und werden bis 0,5 mm lang. Die Raphe tritt nur schwach als eine niedrige, eine Reihe Warzen tragende Längsrippe hervor.

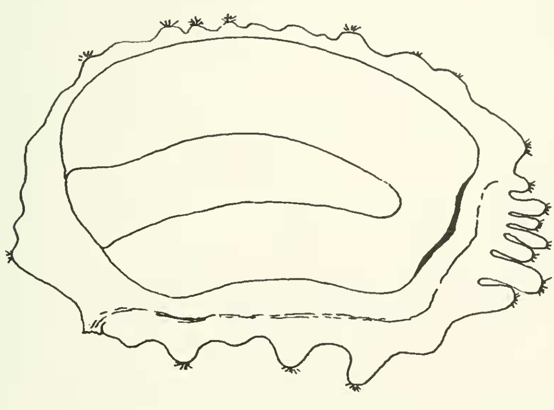


Abb. 24: Längsschnitt durch einen Samen von Walleria nutans. 12 mal vergrößert.

W a l l e r i a gehört zu den wenigen Liliifloren-Gattungen mit behaarten Samen. Allerdings beschränkt sich bei ihr das Indument auf einen Büschel kurzer, bis 0,15 mm langer, einzelliger Haare auf dem Scheitel einer jeden Warze. Sonst sind die Samen kahl.

Das Ä. I. ist mächtiger und stärker differenziert als bei C y a n e l l a. Seine Außenepidermis besteht aus abgeflachten, aber nicht kollabierten Zellen mit kräftig verdickten, braun gefärbten Wänden und einem leer erscheinenden Lumen. Außerdem sind ihre Wände zerstreut getüpfelt, nur die Außenwand nicht. Auf den antiklinen Wänden stehen die länglich elliptischen bis fast schlitzförmigen Tüpfel in einer tangentialen Zeile. Von außen gesehen sind die äußeren Epidermiszellen meist so lang wie breit, mitunter auch unregelmäßig längs- und quer gestreckt; ihre antiklinen Wände sind gerade.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind flach oder nahezu flach, nur bei einer kleinen Gruppe von Zellen auf dem Scheitel einer jeden Warze ist sie in ein fadendünnes Haar ausgestülpt. Während sich der basale Teil der Haarzelle nicht von den übrigen Zellen der Außenepidermis unterscheidet und wie diese dickwandig und kräftig gebräunt ist, erscheint der haarförmige Teil viel heller und seine Wände sind dünner. Er wird von einem engröhrigen, luftgefüllten Lumen durchzogen. Der Durchmesser der Haare beträgt etwa 6 μ. Mehrzellige oder ästige Haare kommen nicht vor.

In den Senken zwischen den Warzen besteht das Ä. I. aus 10 - 14 Zellschichten, in den Warzen sowie der Chalazagegend erhöht sich diese Zahl noch beträchtlich. W a l l e r i a ist übrigens eine der wenigen, asparagoiden Liliifloren mit einem über die Außenepidermis hinaus in wohldifferenzierte Schichten gegliedertem Ä. I.

(a) Die subperipheren Schichten sowie das Raphengewebe (das Raphenbündel natürlich ausgenommen) wiederholen beinahe den Bau der Epidermis. Ihre Zellen sind ähnlich abgeflacht und besitzen kräftige, allseits getüpfelte Wände. Nur die Lumina sind oftmals geräumiger als die der Außenepidermis und die Braunfärbung der Wände ist nicht ganz so intensiv wie bei dieser. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber der Außenepidermis wie auch den weiter innen folgenden Zellschichten liegt in dem reichlichen Vorkommen von Stärkekörnern in den subperipheren Zellen des

Ä. I. Sonst habe ich solche in den Samen von Walleria nicht gefunden. Außerdem führen diese Zellen Ölplasma, das freilich auch den inneren Schichten nicht ganz abgeht. Dieses Gewebe ist 4 - 6, im Chalaza- und Raphengebiet sowie in den Warzen bis über 10 Zellen mächtig.

(b) Unter den subperipheren Schichten schließen sich 3 - 6 (im Chalaza- und Raphengebiet freilich weit mehr), davon scharf abgesetzte Zellschichten an. Deren Zellen sind wesentlich größer als die der subperipheren Schichten und viel weniger abgeflacht als diese; auch isodiametrische, selbst palisadenförmige Zellen kommen hier vor. Die dünnen und ungetüpfelten Zellwände sind nur schwach bräunlich tingiert. Bis auf Spuren von Ölplasma erscheinen die Zellen leer. Nach innen zu werden sie etwas kleiner und dadurch jenen der Innenepidermis ähnlich. Die Warzen und die Verdickung der Samenschale im Chalaza-Gebiet geht nur zum Teil auf perikline Zellteilungen der subperipheren Schichten zurück; in erster Linie sind dafür die Mittelschichten verantwortlich, deren Zellen sich periklin vermehren und außerdem radial strecken.

(c) Die Innenepidermis - stellenweise durch perikline Teilungen zweischichtig - erinnert ihren Zellformen nach an die Mittelschichten. Ihre Zellen sind gelegentlich noch ein wenig abgeflacht, viel häufiger jedoch isodiametrisch oder leicht radial gestreckt, dünnwandig und ungetüpfelt und weitaus kleiner als die der mittleren Schichten. Sie führen etwas Lipoidplasma und - im Gegensatz zum übrigen Ä. I. - Aleuron.

Die primären Zellwände des ganzen Ä. I. sind bei Walleria fein verholzt.

Das I. I. kollabiert vollständig zu einer hell gelblichbraunen Membran ohne erkennbare Zellgrenzen. Es wird nach außen von einer äußerst dünnen Zwischen- und nach innen von einer etwas kräftigeren Innencuticula begrenzt.

Das Endosperm setzt sich, zumal in den subperipheren Schichten aus schwach bis kräftig radial gestreckten Zellen zusammen. Im Inneren und in der Nähe der Chalaza herrschen isodiametrische vor. Die äußere Zellschicht besteht sowohl aus radial gestreckten wie auch isodiametrischen Zellen. Die Reservestoffe entsprechen jenen von Cyanella lutea. Die Zellwände sind mäßig verdickt und bis auf die Außen- und Radial-

wände der äußeren Zellschicht getüpfelt; manchmal sind auch die Radialwände der beiden peripheren Zellschichten ungetüpfelt. Die Tüpfel sind durchwegs klein, 2 - 5 µ breit, meist kreisrund, teils siebartig verstreut, auf den Radialwänden der gestreckten Zellen stehen sie häufig auch in zwei mehr oder weniger deutlichen, antiklinen Zeilen. Im Gegensatz zu Cyanella lutea übertreffen die Abstände zwischen den Tüpfeln den Tüpfel-Durchmesser mehrfach.

Walleria führt einen kräftigen, geraden oder schwach gebogenen, zylindrischen Embryo von wenigstens 4/5 der Länge des Endosperms.

Ihren Samenmerkmalen nach ist diese Gattung ursprünglicher geblieben als Cyanella. Das Fehlen einer Phytomelankruste, das vielschichtige, stärkeführende Ä.I. bei gleichzeitig wohlentwickeltem Endosperm und schließlich die ungetüpfelten, peripheren Endospermzellen deuten in diese Richtung.

Besser als mit der genannten Gattung läßt sich Walleria aufgrund ihrer Samen mit Eriospermum und vielleicht auch mit Cyanastrum vergleichen. Die Samen von Cyanastrum kenne ich nur nach den Beschreibungen von FRIES (1919) und NIETSCH (1941). Ihr mächtig angeschwollenes, stärkespeicherndes Chalazagewebe, das schon vor der Reife restlos aufgezehrte Endosperm und der plumpe, flachkugelige Embryo lassen zwar auf den ersten Blick keine Ähnlichkeit mit den Samen anderer Liliifloren erkennen, doch ist eine solche durchaus vorhanden. Das aus mehreren Schichten ganz oder vorwiegend isodiametrischer Zellen bestehende Ä.I. und die keine Phytomelankruste erzeugende äußere Epidermis erinnern an Walleria. Auch das stärkereiche "Chalazosperm" (FRIES 1919) läßt sich aus einer Samenschale ähnlich der von Walleria durch Konzentration der Stärkespeicherung auf das Chalazagebiet entstanden denken. In der Relation zwischen Endosperm und Embryo nähert sich Cyanastrum andrerseits Eriospermum, das, wie unten ausgeführt wird, gleichfalls verwandtschaftlich mit Walleria zusammenhängt. Bei Eriospermum ist nämlich das Endosperm merklich im Schwinden begriffen, zugunsten des Embryos, der die Speicherfunktion übernimmt.

Eriospermum gehört seinen Samen nach neben Cyanastrum zu den absonderlichsten Liliifloren. Der folgenden Beschreibung liegen Samen von 3 Arten zugrunde.

Die Samen sind anatrop, tropfenförmig, am Chalazaende

breit abgerundet und mehr oder weniger eiförmig, gegen die Mikropyle hin kegelförmig oder kurzhalsig flaschenförmig vorgezogen (Abb. 11). Ihr Querschnitt ist kreisrund, die Samenachse gerade. Die Länge der Samen beträgt 3,8 - 5 mm, ihr Durchmesser 1,7 - 3 mm. Der Gattungsname rührt von dem dichten, weißwolligen Haarkleid her, das die Samen ringsum einhüllt. Bei Eriospermum wachsen sämtliche äußere Epidermiszellen in bis 8 mm lange, einfache, ungegliederte Schläuche aus. Diese sind mit Luft gefüllt und erscheinen dadurch weiß; ihre Wände sind farblos oder von einem dünnen, rotbraunen Plasmabelag ausgekleidet. Der Durchmesser der Samenhaare beträgt ungefähr 40 µ.

Abgesehen von der in ein Indument umgewandelten, äußeren Epidermis besteht das Ä. I. nur noch aus zwei weiteren Zellschichten, soweit sich das an reifen Samen beurteilen läßt. Diese sind entweder weitgehend zusammengedrückt und dann durch Phlobaphene rotbraun gefärbt oder sie sind nur ein wenig abgeflacht, führen eingeräumiges, scheinbar leeres Lumen und sind dann mitunter farblos. Bei Eriospermum burchelii sind die Zellen der Mittelschicht bis auf einzelne, grasgrüne Plasmareste farblos und leer, während die der Innenschicht vollständig kollabieren und eine geschlossene, kräftig rotbraune Innenepidermis erzeugen.

Das I. I. ist bei allen drei Arten farblos und stark kollabiert. Seine zelluläre Gliederung verliert sich gewöhnlich spurlos, seltener sind auf dem Querschnitt als haarfeine Spalten angedeutete Lumina erkennbar.

Das Endosperm, das bei Walleria die Samen zum größten Teil ausfüllt, nimmt bei Eriospermum an Volumen ab. Zwar wird auch hier der Embryo allseitig von Endosperm behüllt - die Behauptung von BENTHAM und HOOKER (1883), die auch von jüngeren Autoren wiederholt wird, daß sich der Embryo oft verlängere und aus dem Endosperm heraustrete, trifft wenigstens für die von mir untersuchten Samen nicht zu; dieser Eindruck wird nur vorgetäuscht - doch ist das Endosperm weithin, vor allem im mikropylären Drittel der Samen, aber oft auch im Chalazagebiet, auf einige wenige Zellschichten beschränkt. Einigermaßen vielschichtig ist nur das den Embryo in seinen basalen 2/3 oder seiner basalen Hälfte wie ein Zylindermantel einhüllende Endosperm. Die subperipheren Zellschichten dieses wohlentwickelten Endosperms bestehen meist aus schwach radial gestreckten Zellen. Auch die äußere Zellage setzt sich zum Teil

aus solchen zusammen, doch herrschen hier im ganzen isodiametrische Zellen vor, wie auch in den inneren Endospermschichten. Die Speicherstoffe des Endosperms sind die nämlichen wie bei Cyanella und Walleria, allerdings ist die Wandverdickung wenig auffällig. Soweit das Endosperm reichschichtig entwickelt ist, tragen die Zellwände geräumige, kreisrunde oder vorwiegend elliptische Tüpfel von 4 - 12 µ Breite. Die Abstände zwischen den Tüpfeln entsprechen ihrem Durchmesser oder liegen etwas darunter. Im Gegensatz zu Cyanella und Walleria ergreift die Tüpfelung auch die periphere Zellschicht, ausgenommen den Halsteil des Samens, wo das oft nur zweischichtige Endosperm aus fast dünnwandigen und nicht selten abgeflachten Zellen besteht, von denen nur die periphere Lage reichlich Ölplasma führt, während die dem Embryo anliegende Innenschicht degeneriert und leer erscheint.

Nächst Cyanastrum besitzt Eriospermum unter allen Liliifloren die massigsten Embryonen. Diese sind ganz gerade und füllen das Sameninnere von der Mikropyle bis fast zur Chalaza aus. Im einfachsten und ursprünglichsten Fall erscheint der Embryo bis auf das kegelförmig zugespitzte Wurzelende und eine wenig auffällige Taille in der Mitte zylindrisch, doch besteht bei den anderen Arten eine bemerkenswerte Neigung des Keimblattes zur Speicherung der Reservestoffe, wodurch der Embryo keulen- bis kreiselförmig wird.

Verwandtschaftsverhältnisse. Einer näheren Begründung bedarf zunächst die hier erstmals vorgeschlagene Zusammenfassung von Eriospermum mit den Conanthereen, Cyanastrum und Walleria. Gewöhnlich wird die Gattung zu den Bowieen gerechnet. Diese aber sind Zwiebelpflanzen mit schaftartig gestielten Blütenständen, während Eriospermum unbehüllte Rhizomknollen führt und häufig auch ein stengelständiges Laubblatt. Wenigstens hierin stimmt Eriospermum mit Cyanastrum überein. Dazu kommen, ganz abgesehen von dem in beiden Genera hypertrophen Embryo (Abb. 11 und 24), die gelegentlich lang gestielten, herzförmigen Laubblätter, wie beispielsweise die von Cyanastrum cordifolium und Eriospermum roseum. Andrerseits nähert sich Eriospermum durch die behaarte Samenschale Walleria, während die Samen von Cyanastrum kahl sind. Von den Conanthereen, Cyanastrum und Walleria, die durch im allgemeinen basifixe und an der Spitze durch Poren oder kurze Schlitze aufreißende Antheren ausgezeichnet sind, unterschei-

det sich Eriospermum wesentlich durch seine dorsifixen und der Länge nach introrsen Antheren. Allerdings ist auch bei Tecophilaea die Anthere ein wenig über ihrer Basis mit dem Filament verbunden. Außerdem ist die Blütenfarbe von Eriospermum weiß, gelb oder rosa und seine Antheren sind eiförmig; im Gegensatz dazu blühen die Conanthereen, Cyanastrum und Walleria meist blau und besitzen linealische Antheren, doch wiederholen sich die weiße oder gelbliche Blütenfarbe von Eriospermum wie auch die eiförmigen Antheren bei Odontostomum.

Der verwandtschaftliche Zusammenhang zwischen Eriospermum und den Tecophilaeaceen HUTCHINSONs ist nicht besonders eng, aber die Zäsuren zwischen den Conanthereen, Cyanastrum, Odontostomum und Walleria sind kaum weniger tief. Im ganzen läßt sich dieser Formenkreis folgendermaßen beschreiben:

(a) Geophyten mit Rhizomknollen;

(b) stengelständige Laub- oder Schuppenblätter kommen vor, und zwar bei Conanthera, Cyanastrum, Odontostomum und Walleria regelmäßig, bei den übrigen Conanthereen und bei Eriospermum können sie fehlen;

(c) der Blütenstand ist traubig, teils eine einfache Traube, teils mit monochasialen oder traubigen Ästen; Tragblätter sind stets vorhanden, häufig auch Vorblätter;

(d) Griffel einfach, fadenförmig;

(e) Früchte bei allen Gattungen bis auf Cyanastrum loculicide Kapseln.

Die gametophytischen Merkmale dieser Gattungsgruppe sind nur von Cyanastrum, Cyanella und Odontostomum bekannt. Bei allen drei teilt sich die Pollenmutterzelle simultan. Das erinnert zusammen mit den blauen Tepalen, den poriciden Antheren und den auch bei Cyanastrum und Odontostomum gelegentlich trichotom-sulcaten Pollen an Dianella. Aber im Gegensatz zu dieser gliedern Cyanastrum, Cyanella und Odontostomum eine Deckzelle ab. Das Endosperm entsteht bei Cyanella nukleär (DE VOS 1950), bei Cyanastrum und Odontostomum vermutlich helobial. Außerdem finden sich bei Cyanelle Endosperm-

Haustorien, die für die anderen Gattungen nicht angegeben werden. Aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich die nachstehende Neuordnung dieses Formenkreises:

(a) Plesiomorphe, rein afrikanische Gattungsgruppe mit unbehüllten Rhizomknollen, schmalen oder breiten, kahlen oder von einzelligen Haaren besetzten Laubblättern, poriciden oder längsspaltigen Antheren, großen, kahlen oder behaarten Samen ohne epidermale Phytomelankruste, mit oder ohne Endosperm, stets mit kräftigem Embryo, der fast die Länge des Endosperms einnimmt oder dieses mehr oder weniger verdrängt.

(aa) Sproß bis zur Spitze laubig beblättert, oberwärts steril. Laubblätter breit lanzettlich bis linealisch lanzettlich, ungestielt. Samen mit ausgiebigem Endosperm: Walleriaceen.

Hierher gehört nur Walleria, die ursprünglichste Gattung in diesem Formenkreis mit nach allen Seiten reichenden verwandtschaftlichen Beziehungen. Dadurch nimmt sie eine zentrale Stellung ein. Vor allem verbindet Walleria Eriospermum mit Cyanastrum und diese mit den Conanthereen. Durch ihren sterilen Sproßgipfel erinnert sie an einige von den altertümlichen, beerentragenden Triben der asparagoiden Liliifloren, wie die Polygonateen.

(bb) Sproßgipfel entlaubt und fertil. Laubblätter verschiedengestaltig, linealisch bis breit herzförmig, gestielt oder sitzend. Samen mit wenig oder ganz ohne Endosperm: Eriosperma(ta)ceen und Cyanastraceen.

Hierher gehören Eriospermum und Cyanastrum, die aber miteinander kaum näher verwandt sind als mit Walleria.

Cyanastrum wird wegen dem simultanen Teilungsmodus der Pollenmutterzelle von NIETSCH (1941) mit den Dioscoreaceen und Taccaceen verglichen, doch kann von einer bemerkenswert nahen Verwandtschaft mit diesen keine Rede sein.

Manche Eriospermum-Arten tragen im Blütenstand mehrzellreihige, büschelige Haare (HUMMEL und STAESCHE

1962). Ähnliche Trichome gibt es unter den Liliifloren sonst nur bei den Conostylideen, zu denen gewöhnlich auch Lanaria gerechnet wird. Nun hat allerdings DE VOS (1963) aufgrund der gametophytischen Merkmale überzeugend vorgeführt, daß Lanaria mit den Conostylideen trotz großer äußerer Ähnlichkeit unmöglich zusammen gehören könne, sondern viel besser mit Cyanastrum, Cyanella und Odontostomum übereinstimme. Auch in ihren Samenmerkmalen weicht Lanaria, wie aus der Beschreibung von DE VOS hervorgeht, himmelweit von den Conostylideen und den ganzen haemodoroiden Liliifloren ab. Ebensowenig sind die Samen jenen von Cyanastrum, Eriospermum, Walleria und den damit verwandten Gattungen ähnlich. Eher lassen sie sich aufgrund der palisadenförmig gestreckten, äußeren Epidermiszellen, die eine kräftige, spröde Phytomelankruste erzeugen, mit jenen der Hypoxidaceen vergleichen. Mit diesen stimmt Lanaria außerdem in den von zwei Nebenzellen flankierten Stomata überein; solche gibt es allerdings auch bei Cyanastrum (SOLEREDER 1917).

(b) Apomorpher, in Südafrika, Chile und Kalifornien heimischer Formenkreis mit faserig bekleideter Rhizomknolle, linealischen, kahlen Laubblättern, poriciden Antheren und - soweit gesehen - vergleichsweise kleinen Samen mit schwarzkrustiger Außenepidermis, wenigschichtigem Ä.I., ausgiebigem Endosperm und einem Embryo, der nicht die Länge des Endosperms erreicht: Tecophilaeaceen.

Diese Gruppe umfaßt die 4 Gattungen zählenden Conanthereen mit kurzröhrigem oder freiblätterigem Perigon, langen und schmalen Antheren sowie vielsamigen Fruchtfächern, aber ohne Schlundschuppen, und Odontostomum mit langröhrigem Perigon, 6 mit den Filamenten alternierenden Schlundschuppen, eiförmigen Antheren und nur zwei Samenanlagen in jedem Fach des Fruchtknotens.

Vorausgesetzt, die Samenmerkmale von Odontostomum stimmen im großen Ganzen mit jenen der Conanthereen überein, dann wäre trotz der erwähnten Unterschiede gegen ihre Vereinigung in einer Familie - den Tecophilaeaceen im engeren Sinn - nichts einzuwenden. Allerdings stellt Odontostomum in dieser Familie zumindest eine besondere Tribus dar.

Noch schwieriger als die naturgemäße Gliederung sind die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Familiengruppe mit den

anderen Liliifloren zu erkennen. Die meisten der genannten Merkmale sowie das bei Conanthera über die Theken hinaus verlängerte Konnektiv, deuten einen entfernten Zusammenhang mit den ursprünglichen asparagoiden Liliifloren an, zu denen ja auch Dianella gehört.

C. Die colchicoiden Liliifloren.

XV. Uvularia, Colchicum und die Iridaceen.

Innerhalb der colchicoiden Liliifloren schälen sich zwei dominierende Entwicklungslinien heraus, von denen sich die eine durch die Gattungen Colchicum, Uvularia und die Iridaceen, und die andere durch Calochortus, Veratrum und die Liliaceen im engeren Sinn umreißen läßt. In ihren ursprünglichsten Vertretern stehen die beiden Formenkreise einander nahe; auch weisen sie zunächst eine große Zahl altertümlicher, an die dioscoreoiden und an gewiße primitive, asparagoide Liliifloren anklingende Merkmale auf; ihre Endglieder lassen sich dagegen nur noch schwierig miteinander vergleichen.

Uvularia, Colchicum und verwandte Gattungen. Aus den Triben Uvularieen, Anguillarieen und Colchiceen hatte ich Samen von Vertretern der Gattungen Androcymbium, Anguillaria, Colchicum (einschließlich Merendera), Dipidax, Gloriosa, Hexacyrtis, Iphigenia, Littonia, Ornithoglossum, Reya und Uvularia zu untersuchen Gelegenheit. In ihren Samenmerkmalen stimmen diese gut miteinander überein, nur die von Reya sind stärker abgeleitet als die übrigen.

Samenmerkmale. Im allgemeinen besitzen diese Gattungen kugelige und nur selten (Dipidax) rundlich eiförmige Samen. Ihr Durchmesser beträgt bei Androcymbium, Colchicum, Dipidax, Iphigenia, Ornithoglossum und Uvularia 2 - 4 mm; ungewöhnlich kleine Samen von nur 1 - 1,2 mm Durchmesser finden sich bei Anguillaria, wogegen die von Gloriosa, Hexacyrtis und Littonia infolge ihres mächtigen Ä.I. einen Durchmesser von 5 - 7 mm erreichen. Die Platzverhältnisse in der Kapsel haben gewöhnlich keinen Einfluß auf die Gestalt der Samen, nur bei Hexacyrtis erhalten diese durch gegenseitigen Druck 4 - 6 Begrenzungsflächen; diese Verformung betrifft allerdings nur die Samenschale, das Endosperm behält seine kugelige Grundform bei.

Von den anderen Gattungen dieser Tribusgruppe unterscheidet sich R e y a durch ihre stark deformierten und außerdem dimorphen Samen. Zum größten Teil sind diese unregelmäßig tetraedrisch, meist ein wenig in die Länge gezogen und ihre Länge beträgt ungefähr 1,6 - 2,5 mm. Daneben finden sich weniger zahlreich abgeplattete Samen mit kreisrundem, länglich halbeiförmigem, nieren- oder bohnenförmigem Umriß. Diese flachen Samen erreichen eine Länge von 3 - 4,5 mm und eine Breite von 2 - 3 mm. Beide Samenformen finden sich stets in ein und derselben Kapsel; aber ihre Anordnung in den Fruchtfächern ist mir nicht bekannt.

Die Samen dieser Tribusgruppe sind anatrop bis schwach kampylotrop; die Krümmung der Samenachse beträgt kaum über 60°. Auch R e y a macht davon wahrscheinlich keine Ausnahme. Zumal bei den flachen, nieren- und bohnenförmigen Samen dieser Gattung liegt die Chalaza gewöhnlich in der Einbuchtung an einer Längsseite. Vereinzelt löst sie sich von der Kante und erscheint dann wie bei den Haemodoreen mitten auf einer Breitseite.

Die Raphe ist bei I p h i g e n i a z. T., K r e y s i g i a und S c h e l h a m m e r a wulstig verdickt und bei U v u l a r i a in einen ziemlich breiten Flügelrand umgebildet, der von der Chalaza bis zum Hilum reicht. Bei den übrigen Gattungen ist die Raphe wenig auffällig. Im basalen Teil der flügelartigen Raphe von U v u l a r i a g r a n d i f l o r a führen einzelne Zellen Stärkekörner, aber sonst ist die Raphe frei davon. Ihr Gehalt an Lipoiden ist allzu gering, als daß man sie ein Eläosom nennen könnte. Auch das blaß gefärbte, chalazale, vom Samen etwas abgeschnürte Anhängsel von C o l c h i c u m a u t u m n a l e ist kein Eläosom, denn es enthält höchstens Spuren von Lipoiden, dagegen in großer Menge Stärke,

Das Ä.I. setzt sich aus einigen wenigen (A n g u i l l a r i a, C o l c h i c u m, D i p i d a x, I p h i g e n i a) bis sehr zahlreichen (G l o r i o s a, L i t t o n i a) oder bei R e y a nur aus zwei Zellschichten zusammen. Seine Ausbildung ist für die einzelnen Gattungen recht bezeichnend.

In einigen ist das Ä. I. nur wenig differenziert und die äußere Epidermis den übrigen Schichten sehr ähnlich. Das gilt namentlich für R e y a. Hier besteht das zwei-, nur gegen die Chalaza hin mehrschichtige Ä. I. aus isodiametrischen oder ein wenig zusammengedrückten Zellen; die innere Schicht stellen-

weise auch aus schwach radial gestreckten. Die Zellwände sind durchwegs dünn und ungetüpfelt, ihre Lumina erscheinen leer oder sie enthalten farbloses Plasma.

Auch bei Gloriosa, Littonia und Uvularia besteht die Außenepidermis wie das übrige Ä.I. aus nicht kollabierenden, leeren oder farblose Plasmareste führenden Zellen. Allerdings sind sie tafelförmig abgeflacht und ihre Außenwände sind im Gegensatz zu den Radial- und Innenwänden verdickt.

Wie die vorangehenden Gattungen besitzen Hexacyrtis und Ornithoglossum ein aus scheinbar leeren oder von farblosem Inhalt ausgefüllten, niemals kollabierenden Zellen bestehendes Ä.I., doch ist die äußere Epidermis vom übrigen Gewebe stärker unterschieden. Ihre Zellen sind wenig oder nicht abgeflacht, häufig isodiametrisch und gelegentlich sogar ein wenig radial gestreckt, die Außen- und Radialwände leicht verdickt, braun gefärbt und die Radialwände skulpturiert oder getüpfelt. Sie tragen bei Ornithoglossum schraubige oder netzförmige Verdickungsleisten, zwischen den die unverdickte Zellwand in Form von geräumigen Tüpfeln erhalten bleibt. Bei Hexacyrtis dagegen ist die Verdickung der Radialwände gleichmäßiger und fast kontinuierlich; sie wird nur von kleinen, kurz schlitzförmigen Tüpfeln durchbrochen. Die äußeren Epidermiszellen erscheinen bei Hexacyrtis leer, bei Ornithoglossum führen sie regelmäßig kugelige Stärkekörner.

Eine stark zusammengedrückte, häufig sogar kollabierende Außenepidermis, deren Zellen von rotbraunen, Phlobaphenartigen Massen förmlich ausgegossen sind und keine Hohlräume frei lassen, gibt es bei Androcymbium, Anguillaria, Colchicum, Iphigenia und zum größten Teil auch bei Dipidax. Die subepidermalen Zellschichten verhalten sich zumeist wie die Außenepidermis und kollabieren oder sie führen ausgiebige, rotbraune Plasmamassen. Nur Dipidax macht hierin eine Ausnahme. Ihre äußere Epidermis ist übergangslos von den scheinbar leeren oder farbloses Plasma führenden, stärkefreien Zellen des übrigen Ä.I. abgesetzt. Bemerkenswert ist Dipidax [1] vor allem wegen ihrer in Phlobaphen- und Stärkezellen differenzierten Außenepidermis (Abb. 25). Zwischen den vorherrschenden, von rotbraunen Massen ausgegossenen Zellen

[1] Untersucht wurden Samen von D. triquetra.

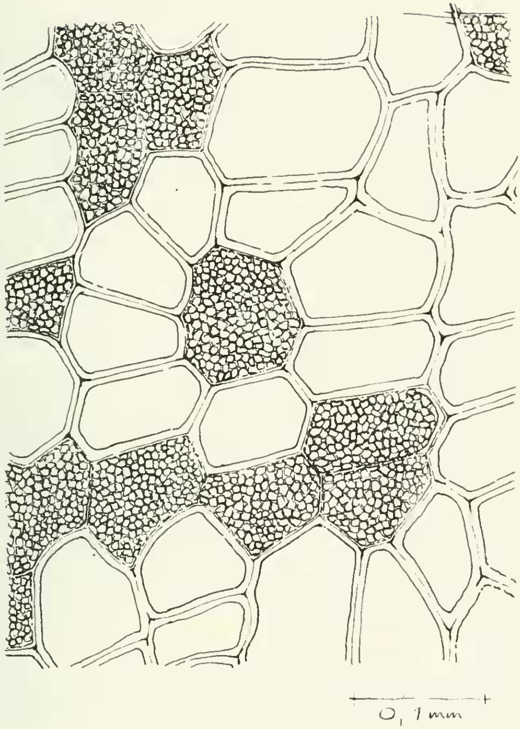


Abb. 25: Die in rotbraune Phlobaphen- und farblose Stärkezellen differenzierte Außenepidermis des Ä. I. von Dipidax triquetra in Aufsicht. Die Phlobaphenzellen erscheinen in der Zeichnung leer, die Stärkekörner sind deutlich sichtbar.

sind einzelne, farblose Zellen eingesprengt, die prall mit kugeligen Stärkekörnern angefüllt sind.

Von außen gesehen sind die äußeren Epidermiszellen in

diesem Formenkreis regelmäßig bis unregelmäßig polygonal und ungefähr so lang wie breit. Ihre antiklinen Wände sind gerade.

Nach innen wird das Ä.I. durch eine von den angrenzenden Zellschichten mehr oder weniger scharf geschiedene Innenepidermis begrenzt. Diese setzt sich im Gegensatz zu den meist etwas abgeflachten Zellen der mittleren Ä.I.-Schichten häufig aus isodiametrischen (Androcymbium z.T., Colchicum z.T., Gloriosa, Iphigenia, Littonia, Ornithoglossum, Reya z.T.) oder sogar radial gestreckten (Hexacyrtis; bei Reya z.T. angedeutet) Zellen zusammen.

Die primären Zellwände der inneren Epidermis sind bei diesen Gattungen regelmäßig ein wenig verholzt. Das gehört zu den wichtigsten Samenmerkmalen dieser Gruppe. Meist ist die Verholzung nur ganz gering, doch gelang mir ihr Nachweis bei allen untersuchten Gattungen bis auf Gloriosa. Auffallend stark verholzt fand ich die Innenepidermis von Uvularia. Vereinzelt greift die Verholzung auf das angrenzende Ä.I. über, aber kaum einmal auf die äußere Epidermis; sie ist in diesem Fall durchwegs nur angedeutet und schwierig nachzuweisen. Bis auf Uvularia ist zwar die Verholzung der Innenepidermis zu gering, um einen wirksamen mechanischen Schutz zu gewähren, doch halte ich einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Verholzung und der gewöhnlich guten Erhaltung dieser Zellschicht für sehr wahrscheinlich. Ihre Zellen erscheinen teils leer, zum Teil sind sie auch von farblosem Plasma ausgefüllt, was ich vor allem bei Dipidax, Hexacyrtis und Uvularia beobachtet habe. Bei der zuletzt genannten Gattung führt der Plasmainhalt reichlich Lipoide; die Innenepidermis erinnert in diesem Merkmal an jene vieler Iridaceen, bei denen sie allerdings nicht zu verholzen pflegt. Die bei allen Gattungen dieser Tribusgruppe vorhandenen Alkaloide haben ihren Sitz vorzugsweise in der Innenepidermis des Ä.I.

Die von der äußeren und inneren Epidermis eingeschlossenen Zellschichten führen in den unreifen Samen Stärke. Die Innenepidermis scheint stets, die Außenepidermis meist stärkefrei zu sein. Bei der Reife setzt sich die Stärke in der Regel restlos in Lipoide und diese häufig in Phlobaphene um. Ein ganz oder fast ganz Phlobaphen-freies Ä.I. besitzen Gloriosa und Littonia. Ihre Samenschale ist als Sarkotesta entwickelt und die mittleren Schichten ihres Ä.I. bestehen aus großen, blasig erweiterten, dünnwandigen, saftreichen und etwas Lipoidplasma

sowie gelegentlich einzelne Stärkekörner führenden Zellen. Das spricht zusammen mit der leuchtend roten oder gelbroten Farbe der Samen und dem kugeligen, steinharten Endospermkörper für Verbreitung durch beerenfressende Vögel.

Das I. I. ist bei den einzelnen Gattungen ziemlich unterschiedlich entwickelt. Seine zelluläre Gliederung oder wenigstens die beiden Zellschichten bleiben meist erhalten und häufig weichen die zwei Schichten etwas voneinander ab. Die Zellen sind durchwegs stark zusammengedrückt und von einem rotbraunen oder gelben, seltener farblosen Wandbelag ausgekleidet, der bei den stärker kollabierten Zellen das ganze Lumen ausfüllen kann. Scheinbar leere Lumina kommen nur vereinzelt vor. Bei Androcymbium, Dipidax, Hexacyrtis, Iphigenia, Littonia und Uvularia behalten beide Schichten ihre Zellgliederung bei und führen gelbe, gelbrote oder braune Wandbeläge oder Füllungen; ähnlich verhalten sich Anguillaria und Colchicum, nur ist bei ihnen die äußere Zellschicht viel weniger intensiv gefärbt als die innere und manchmal verliert die Außenschicht ihre Zellstruktur. Ein nahezu farbloses, gleichschichtiges I. I. mit bleibender, zellulärer Gliederung findet sich bei Gloriosa. Auch Reya ist durch ein farbloses, allerdings ungleichschichtiges I. I. ausgezeichnet. Hier behält fast nur die Außenschicht ihre Zellstruktur bei und ihre auffallend dünnwandigen Zellen führen fein granulöses Plasma, wogegen die Innenschicht vollständig kollabiert und dabei ihre Zellgliederung fast ganz einbüßt. Ein meist stark zerdrücktes, jedoch fast gleichschichtiges und kräftig orangebraun gefärbtes I. I. besitzt Ornithoglossum.

Im allgemeinen sind die Zellen des I. I. nicht nennenswert gestreckt; eine Ausnahme macht die Innenschicht von Uvularia grandiflora, die aus schmalen, längs gestreckten Zellen besteht.

Bei den meisten Gattungen sind die Cuticulae ungleich entwickelt: die Zwischencuticula ist stets sehr zart und manchmal nur schwer nachzuweisen, die Innencuticula ist dagegen in der Regel kräftig entwickelt. Einzig bei Ornithoglossum fand ich beide Cuticulae unscheinbar. Eine besonders stattliche Innencuticula gibt es bei Uvularia grandiflora; ihre Dicke beträgt 4 - 6 μ.

Das Endosperm der Gattungen um Colchicum und Gloriosa besteht aus dickwandigen, zum größten Teil radial

gestreckten und getüpfelten Zellen. Nur Reya macht wieder eine Ausnahme. Bei ihr sind die Endospermzellen dünnwandig, ungetüpfelt und isodiametrisch oder ein wenig längs (aber nicht antiklin) gestreckt. Sonst ist die Radialstreckung in den subperipheren Schichten am stärksten ausgeprägt; die äußerste Schicht setzt sich meist aus weniger stark gestreckten und isodiametrischen Zellen zusammen. Vereinzelt kommt indessen auch der entgegengesetzte Fall vor, nämlich eine stetige Abnahme der Radialstreckung von der Peripherie gegen die Mitte zu (Iphigenia, Littonia).

Die Tüpfel sind durchwegs rundlich, häufig sogar kreisrund, zumal die kleineren. Sie sind in der Regel behöft und ihr Durchmesser beträgt 4 - 15 µ. Verhältnismäßig klein getüpfelt ist das Endosperm von Iphigenia; auch bei Androcymbium, Anguillaria, Colchicum, Dipidax und Ornithoglossum bleibt der Durchmesser der Tüpfel in der Regel unter 10 µ, während bei Gloriosa, Hexacyrtis, Littonia und Uvularia häufig auch breitere Tüpfel vorkommen. Recht auffallend ist die Tendenz, die Tüpfel auf den antiklinen Wänden der radial gestreckten Endospermzellen in ein oder zwei Zeilen anzuordnen. Nur auf den Außen- und Radialwänden der peripheren Zellschicht fehlen die Tüpfel entweder ganz oder doch zum größten Teil; bei Ornithoglossum fand ich sogar die äußere Schicht völlig - also auch nach innen - ungetüpfelt und die zweite Zellschicht von außen nur nach innen getüpfelt.

Das Endosperm speichert, abgesehen von der bei allen Gattungen bis auf Reya stets reichlich angehäuften Reservezellulose, in der gewohnten Weise Aleuron und fettes Öl, aber niemals Stärke.

Der Embryo ist häufig gut entwickelt, walzlich, gerade und ein bis zwei Drittel so lang wie das Endosperm. So verhält er sich bei Colchicum, Dipidax, Gloriosa, Hexacyrtis, Iphigenia, Littonia und Ornithoglossum. Im Gegensatz dazu stehen Androcymbium, Anguillaria, Reya und Uvularia mit kugelig bis länglich eiförmigen Zwergembryonen, die gewöhnlich nur ein Sechstel bis höchstens ein Viertel des Endosperm-Durchmessers einnehmen. Ähnlich winzige Embryonen werden von BENTHAM und HOOKER (1883) außerdem für Baeometra, Schelhammera und Wurmbea angegeben.

V e r w a n d t s c h a f t s v e r h ä l t n i s s e. Die hier zusammengefaßten Gattungen rekrutieren sich in der Hauptsache aus den Wurmbeoideen BUXBAUMs. Diese sind vor allem durch ihre eigentümlichen Knollen (BUXBAUM 1925), kugeligen Samen mit meist verholzender Innenepidermis des Ä. I., ein sich nach Art einer Graskoleoptile verlängerndes Keimblattknie, übereinstimmende gametophytische Merkmale, den Gehalt an Alkaloiden und das Fehlen sowohl von Raphiden wie auch von stereoiden Saponinen ausgezeichnet. Soweit die Alkaloide im einzelnen bekannt sind, handelt es sich um Colchizin und diesem nahestehende Nebenalkaloide (MOZA, POTĚŠILOVÁ und ŠANTAVÝ 1962, HEGNAUER 1963). Unter den gametophytischen Merkmalen sind die stets sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle, die keine Deckzelle abgliedernde primäre Archesporzelle, der sich nach dem Normaltypus bildende Embryosack und das nukleäre Endosperm hervorzuheben.

Allerdings gehören auch ein paar Gattungen mit unverdicktem Rhizom in diese Tribusgruppe, nämlich die nordamerikanische U v u l a r i a und höchst wahrscheinlich die australischen Genera K r e y s i g i a und S c h e l h a m m e r a. U v u l a r i a schließt sich den knollentragenden Gattungen in ihren kugeligen Samen, der verholzten Innenepidermis des Ä. I., den gametophytischen Merkmalen, im Besitz von Alkaloiden und dem Fehlen von Raphiden (wenigstens bei der von mir untersuchten Art) sowie von Stereoidsaponinen an, ganz abgesehen von den weitgehend übereinstimmenden vegetativen Organen, Blüten und Früchten. K r e y s i g i a und S c h e l h a m m e r a sind sehr schlecht bekannt, auch habe ich von ihnen keine Samen gesehen. Immerhin geben BENTHAM und HOOKER (1883) für S c h e l h a m m e r a ungefähr kugelige Samen mit hartem Endosperm und winzigem Embryo an und K r e y s i g i a führt nach HEGNAUER ein unbekanntes Alkaloid.

Die am stärksten abweichende Gattung ist R e y a. Ihren Samenmerkmalen nach dürfte sie zwar hierher gehören, aber sie ist stark abgeleitet und isoliert. BUXBAUM (1925) rechnet sie zu den Uvularieen, doch ist R e y a mit U v u l a r i a keineswegs näher verwandt als mit den knollentragenden Gattungen. Über die gametophytischen Merkmale dieser Gattung und ihre Inhaltsstoffe ist mir nichts bekannt geworden.

Bis auf das genannte Genus incertae sedis bilden die Gattungen um C o l c h i c u m, G l o r i o s a und U v u l a r i a einen natürlichen und von einer beträchtlichen Zahl gemeinsa-

mer Merkmale umschriebenen Formenkreis, für den sich der schon von LAMARCK und DE CANDOLLE (1805) geprägte Name Colchicaceen anbietet.

In dieser Familie gibt es eine ganze Reihe altertümlicher, meist an die dioscoreoiden, gelegentlich auch an bestimmte, ursprüngliche Triben der asparagoiden Liliifloren (besonders die Polygonateen und Streptopodeen) anklingende Merkmale; andrerseits vermittelt sie zwischen den Iridaceen auf der einen und den Alstroemeriaceen und Liliaceen im engeren Sinn auf der anderen Seite. Zu ihren konservativen Merkmalen gehören:

(a) Die Stärke speichernden, vegetativen Organe.

(b) Das Vorkommen von Gerbstoff-haltigen Zellen im Mark und in der Rinde von Schelhammera (BUXBAUM 1925).

(c) Die verzweigten Laubsprosse von Gloriosa (z.T.), Schelhammera und Uvularia (z.T.).

(d) Die häufig aus den Achseln von Laubblättern entspringenden Blüten oder - bei Kreysigia und Schelhammera - Blütenständen. Die Differenzierung der Sproßachsen in einen vegetativen Unterteil und einen entlaubten Gipfel ist erst bei einem Teil der Gattungen verwirklicht.

(e) Wie bei den Polycarpicae wird der Nektar am Grund der Tepalen oder Filamente ausgeschieden; das eine ist bei Anguillaria, Dipidax, Gloriosa, Kreysigia, Littonia, Ornithoglossum, Sandersonia, Uvularia, Wurmbea und wohl noch anderen Gattungen der Fall, das andere nach PORSCH (1914) bei Androcymbium und Colchicum, deren Tepalen am Grund in Nägel zusammengezogen sind.

(f) Die sich häufig extrors, aber zum Teil auch seitlich bis fast intrors öffnenden Antheren.

(g) Die Konnektivspitze von Uvularia; wegen diesem und dem vorigen Merkmal vergleiche man Seite 312.

(h) Die freien oder nur unterwärts, selten höher hinauf verwachsenen Styluli.

(i) Die sehr abwechslungsreiche Öffnungsweise der Früchte. Neben den vorherrschenden, septiciden Kapseln

gibt es Gattungen mit loculiciden und Neodregea ist gar durch "endocide" (BUXBAUM 1936) Früchte ausgezeichnet.

(k) Das regelmäßige Vorkommen zahlreicher, kugeliger Samen in Kapselfrüchten.

(l) Das reichschichtige, durch Phlobaphene oder wie bei Gloriosa und Littonia mit diesen verwandten gelbroten Farbstoffen imprägniertes, Phytomelan-freie Ä. I.

(m) Das häufig ebenfalls Phlobaphen-führende I. I., das übrigens seine Zellstruktur meist beibehält und dadurch an die Verhältnisse bei den Dioscoreaceen, Conostylideen und Haemodoreen erinnert.

(n) Das trotz wohlentwickelter Samenschale gegen mechanische Einwirkungen äußerst resistente Endosperm.

(o) Die ungetüpfelten, antiklinen Wände der peripheren Endospermschicht.

(p) Der, selbst wenn er gut entwickelt ist, im Vergleich zum Samendurchmesser ziemlich kurze Embryo.

Außerdem schließen sich die Colchicaceen den dioscoreoiden Liliifloren durch ihre nukleäre Endospermbildung an.

Trotz dieser großen Zahl ursprünglicher Merkmale läßt sich zwischen den Colchicaceen und den einzelnen Familien der dioscoreoiden Liliifloren kein unmittelbarer verwandtschaftlicher Zusammenhang nachweisen. Andrerseits gibt es ebensowenig eine natürliche Grenze zwischen den dioscoreoiden und den colchicoiden Liliifloren. Diese gehen vielmehr, ähnlich den asparagoiden Liliifloren, unter allmählicher Anhäufung progressiver Merkmale aus den dioscoreoiden Liliifloren hervor.

In einigen Merkmalen, wie den stets parallel geaderten Laubblättern und den zunehmend häufiger terminalen, meist von der Laubregion abgesetzten Blütenständen, haben sich die colchicoiden Liliifloren konvergent mit den asparagoiden entwickelt. In anderen Merkmalen sind sie dagegen ihre eigenen Wege gegangen. Das zeigt sich besonders an den Staubblättern.

Sofern sich die Antheren extrors öffnen, was bei den colchicoiden Liliifloren öfters der Fall ist als bei den anderen Entwicklungslinien, sind die Staubblätter impeltat. Öffnen sich je-

doch ihre Staubbeutel seitlich oder nach innen, dann sind die Stamina meist (ausgenommen Alstroemeria, Bomarea, Tulipa) hypopeltat; sie stellen somit einen Bauplan vor, den es unter den Monokotyledonen sonst nicht zu geben scheint. Hypopeltate Staubblätter finden sich bei einem Teil der Colchicaceen (z.B. Colchicum und Gloriosa) sowie vielen Liliaceen im engeren Sinn. Die unter den Liliifloren viel weiter verbreiteten epipeltaten Stamina kommen bei den colchicoiden Liliifloren, wenigstens in typischer Ausprägung, wahrscheinlich nicht vor (SCHAEPPI 1939).

An die Stelle der in den Samenschalen der asparagoiden Liliifloren dominierenden Phytomelane tritt bei den colchicoiden häufig eine mehr oder weniger deutliche Verholzung. Auch das bei den Colchicaceen und Iridaceen verbreitete koleoptilartige Keimblattknie stellt eine Neuerung dar, die bei den asparagoiden Liliifloren nur auf einen einzigen Formenkreis, die Asphodelaceen, beschränkt ist. Außerdem treten bei den colchicoiden Liliifloren, zumal den Colchicaceen, Iridaceen und den eigentlichen Liliaceen, die sonst bei den Liliifloren fast generell verbreiteten Calciumoxalat-Raphiden ganz oder beinahe ganz zurück.

Campynemanthe und die Iridaceen. Die Iridaceen stimmen in wichtigen Merkmalen mit den Colchicaceen überein. Das ist auch LOTSY (1911) nicht entgangen, der die Colchiceen als eine stark an hypogäische Lebensweise angepaßte Sippe bezeichnet, die nach obenhin wohl mit den Iridaceen zusammenhängt. Freilich wäre es nicht ganz zutreffend, die Iridaceen geradewegs für Abkömmlinge der Colchicaceen zu halten. Dafür sind diese doch schon zu abgeleitet, weniger in ihren vegetativen Organen, Blüten und Früchten, als in den gametophytischen Merkmalen und Inhaltsstoffen. Wie eng die Verwandtschaft zwischen den beiden Familien tatsächlich ist, geht am eindrucksvollsten aus dem Vergleich ihrer Samen hervor. Untersucht habe ich Samen von über 40 Gattungen der Iridaceen.

Samenmerkmale. Häufig wiederholt sich in dieser Familie die kugelige oder fast kugelige Samenform der Colchicaceen. Namentlich die Triben Cipureen, Ixieen und Sisyrinchieen sowie Campynema und Campynemanthe halten beharrlich an diesem Merkmal fest; seltener (Belamcanda, Hermodactylus, Iris z.T.) findet es sich auch bei den Irideen. Der Durchmesser der kugeligen Samen liegt gewöhnlich zwischen

1,6 und 3,5 mm. Besonders kleine Samen mit einem Durchmesser von nur 1,2 mm besitzen Hesperantha, Ixia und Tritonia, während Belamcanda durch auffallend große Samen von 4 - 4,6 mm Durchmesser ausgezeichnet ist.

Daneben gibt es eine beträchtliche Anzahl Gattungen mit mehr oder weniger deformierten Samen. Zum Teil läßt sich die Änderung der Samenform mit einer besseren Ausnützung des Kapsel-Hohlraums erklären. Dieses Ziel wird auf verschiedenen Wegen erreicht:

(a) Meistens sind die Samen halb eiförmig oder kugelsegment-förmig. Für diesen einfachsten Fall gibt es in den meisten Triben Beispiele.

(b) Seltener sind scharfkantige, unregelmäßig polyedrische Samen. Solche kommen, durch Übergänge mit der vorangehenden Formengruppe verbunden, fast nur bei den Irideen (Cypella, Dietes, Homeria, Moraea) vor.

(c) Ganz vereinzelt finden sich in dieser Familie flach scheibenförmige Samen, regelmäßig wohl nur bei Diplarrhena. Sie sind in dieser Gattung fast kreisrund und ihr Durchmesser beträgt 3 - 3,2 mm. Abgeflacht ei- oder halb eiförmige, dreieckige oder fast rechteckige Samen gibt es außerdem bei einigen Aristea - Arten, gelegentlich auch bei Babiana und Moraea.
Genau genommen, gehören auch die großen, scheibenförmigen, 6 - 8 mm breiten Samen von Iris pseudacorus hierher, allerdings betrifft bei ihnen die Abflachung nur das sehr mächtige, als eine Art Schwimmkork ausgebildete Ä. I.; der Samenkörper selbst wird nicht von der Abflachung betroffen.

Kein Zusammenhang zwischen der Samenform und dem Raumangebot in den Kapseln scheint bei den länglich ellipsoidischen, walzlichen oder spindelförmigen Samen von Cypella, Kentrosiphon, Nivenia, Patersonia occidentalis und Tigridia zu bestehen. Am weitesten in dieser Richtung ist Micranthus fortgeschritten. Seine prismatischen, dreikantigen, am Chalazaende zugespitzten Samen sind rund 2 mm lang und 0,6 mm breit und nähern sich der bei den kleinsamigen Melanthiaceen verbreiteten Feilspanform.

Die Dimensionen der deformierten Samen entsprechen

gewöhnlich jenen der kugeligen, nur die Irideen, vor allem Dietes, Ferraria, die meisten Iris-Arten, Juno, Moraea z.T., Neomarica, Siphostylis und Xiphium mit ihren verhältnismäßig großen, 4 - 6, mitunter sogar 8 mm langen Samen machen davon häufig eine Ausnahme.

Die Samen der Ixieen tragen manchmal eine stark vorspringende, flügelartig verbreiterte Raphe (Freesia, Lapeyrousia z.T., Schizostylis). Gelegentlich setzt sich die Flügelung über die Raphe hinaus fort und es entsteht ein den ganzen Samen umfassender Flügelsaum, wie bei Acidanthera und häufig auch bei Gladiolus. Gewöhnlich liegt der Flügelsaum ungefähr in einer Ebene und ist am Hilum sowie dem Chalazaende kräftig verbreitert; dadurch nimmt der Same einen länglich elliptischen Umriß an und erreicht bisweilen (Acidanthera) eine Länge von 12 mm. Die kugelige Grundform des Samenkörpers bleibt in der Regel gewahrt. Ebenfalls geflügelte, jedoch ein wenig abweichende Samen gibt es bei Tritoniopsis und Watsonia. Der Samenkörper von Watsonia ist länglich eiförmig und der Flügelsaum ist auf der Seite, die der Raphe gegenüberliegt, unterbrochen. Bei Tritoniopsis ist der Flügel fast ganz zweigeteilt und die Anheftungsstellen der Flügelrudimente sind hufeisenförmig gebogen. Bei den Iridaceen besteht kein Zusammenhang zwischen der Deformation des Samenkörpers und der Ausbildung von Flügeln.

Nicht selten befindet sich am Mikropylende eine Wucherung, die aus dem Ä.I. hervorgeht. Diese ist entweder der übrigen Samenschale gleich gestaltet und durch Phlobaphene rotbraun gefärbt (z.B. Cypella) oder sie besteht aus fast leeren, mehr oder weniger farblosen Zellen und hebt sich dann deutlich vom übrigen Ä.I. ab (Gynandriris, Homeria, Iris flavissima u.A. Arten, Orthosanthus, Patersonia glauca). Bei Hermodactylus und gelegentlich auch bei Romulea ist an Stelle der Mikropyle die Chalazagegend durch ein stark vermehrtes Gewebe ausgezeichnet, das aber wegen seiner kräftigen Braunfärbung nicht so stark auffällt. Saftige, beerenähnliche Samenschalen gibt es bei Iridaceen wohl nicht, und auch lipoidführende Anhängsel sind äußerst selten. Ein solches habe ich immerhin bei Patersonia occidentalis (Abb. 3) festgestellt, deren länglich ellipsoidische Samen an beiden Enden in ein Anhängsel verlängert sind, von denen das mikropyläre hell rotbraun gefärbt ist und weder Lipoide noch Stärke

führt, während der blaß gelbliche Chalazafortsatz wie übrigens auch das Raphengewebe massenhaft fettes Öl speichert.

Das Ä. I. bleibt bei der Reife gewöhnlich intakt und besteht aus mehreren, bei Belamcanda und vielen Iris-Arten sogar sehr zahlreichen Zellschichten (Abb. 26). Ausnahmen machen die Gattungen Aristea und Nivenia, von denen die erste ein bleibendes, aber bis auf die Chalazaperipherie nur zweischichtiges Ä. I. aufweist, während sich das von Nivenia am reifen Samen auflöst; es ist wahrscheinlich ebenfalls zweischichtig.

Die Schichtgliederung des Ä. I. ist in der Regel gut ausgeprägt. Die äußere Epidermis weicht fast stets, die innere sehr häufig von den dazwischenliegenden Zellschichten ab. Die Zellen der Außenepidermis sind gewöhnlich tafelförmig abgeflacht, manchmal kollabiert, nicht gerade selten auch isodiametrisch (Aristea, Crocosmia, Petamenes, Sparaxis, Tigridia z.T.) und bisweilen sogar palisadenförmig gestreckt (Patersonia occidentalis; auch Watsonia, hier aber nur über dem Samenkörper, auf den Flügeln sind die äußeren Epidermiszellen isodiametrisch). Die Außenwand ist eben oder mitunter halbkugelig gewölbt, nur bei Crocus ist sie in eine schlank kegelförmige, 30 - 40 µ lange Papille ausgezogen. Ähnliche, allerdings nur halb so lange Papillen kommen bei Romulea vor, allerdings gibt es in dieser Gattung auch Arten mit glatten Samen. Die Papillen sind hohl oder von rotbraunenen Massen ausgefüllt.

Bei drei Vierteln der untersuchten Iridaceen kollabiert die Außenepidermis nicht und bei mehr als der Hälfte führen ihre Zellen einen amorphen, rot- oder gelbbraunen Inhalt. Manchmal erscheinen sie bis auf spärliche Plasmareste leer und sind fast farblos. Regelmäßig dürfte das bei Aristea (aber nur auf den Flächen der zusammengedrückten Samen, nicht an der Schmalseite), Campynemanthe (Abb. 27), Gladiolus, Melasphaerula, Tigridia sowie Watsonia (hier jedoch nur über dem Samenkörper, nicht auf den Flügeln) und einigen anderen der Fall sein.

Für die Sisyrinchieen Libertia, Orthosanthus und Sisyrinchium ist die vollständig kollabierte, rotbraune oder farblose Außenepidermis bezeichnend. Sonst gibt es eine solche nur ganz sporadisch bei den Irideen (Hexaglottis, Homeria z.T., Trimezia) und Ixieen (Acidanthera,

Freesia, Ixia z.T.).

Gelegentlich besitzen die äußeren Epidermiszellen kräftig verdickte, antikline und perikline Wände. Nicht weiter bemerkenswert ist die Verdickung der Außenwand. Höchst ungewöhnlich sind dagegen die von NAGY (1927) beschriebenen Verhältnisse bei Iris flavissima (arenaria). Hier sind fast nur die periklinen, kaum die antiklinen Wände der Außenepidermis verdickt, und zwar die Innenwand stärker als die Außenwand. Dagegen beschränkt sich bei Patersonia und einigen Ixieen die Verstärkung auf die Außen- und Radialwände; diese sind bei Patersonia occidentalis gleichmäßig verdickt und die Radialwände außerdem getüpfelt, wogegen bei den Ixieen Crocosmia, Petamenes, Schizostylis und Sparaxis die Mächtigkeit der ungetüpfelten Radialwände nach außen stetig zunimmt und diese zusammen mit der sehr dicken Außenwand ein regelrechtes Tonnengewölbe erzeugen.

Von außen gesehen erscheinen die Zellen der Testaepidermis regelmäßig oder unregelmäßig polygonal, ausgenommen auf den Flügeln von Acidanthera und Gladiolus, wo meist langgestreckte Epidermiszellen dominieren. Bei den Bartschwertlilien (Iris sectio Iris) sind in die Außenepidermis häufig Scheinstomata eingestreut. Die antiklinen Wände sind im allgemeinen gerade.

Das zwischen äußerer und innerer Epidermis eingeschlossene Gewebe besteht bei den meisten Irideen und zahlreichen Ixieen aus gut erhaltenen, durch Phlobaphen-haltige Wandbeläge gebräunten oder farblosen, teils Plasmareste führenden, teils scheinbar leeren Zellen. Dagegen kollabiert es regelmäßig bei Campynemanthe (Abb. 27), Cipura, Libertia, Orthosanthus und Sisyrinchium, ebenfalls bei vielen Ixieen, aber nur vereinzelt bei den Irideen.

Sofern das Ä.I. nicht kollabiert, sind seine primären Zellwände mitunter schwach verholzt. Regelmäßig scheint das bei den schwimmfähigen Samen vieler Iris-Arten, besonders ausgeprägt bei Iris pseudacorus, sowie bei Patersonia vorzukommen. Wie bei Iris pseudacorus sind auch bei Patersonia glauca die Parenchymzellen des Ä.I. dickwandig und fein getüpfelt.

Sehr merkwürdig ist Watsonia, bei der die Zellen der 1 - 3 auf die Außenepidermis folgenden Parenchymschichten über-

mäßig dicke, jedoch farblose Wände aufweisen und ihr stark eingeengtes Lumen fast ganz von einem mehr oder weniger würfelförmigen Calciumoxalat-Kristall ausgefüllt wird. Die äußere und innere Epidermis sowie die dünnwandigen, zerdrückten Zellen des Ä. I., die an die Innenepidermis grenzen, führen keine Kristalle.

Ähnlich wie bei den Colchicaceen ist bei den Iridaceen die Innenepidermis des Ä.I. im allgemeinen gut entwickelt (Abb. 26 und 27). Sie besteht bei fast drei Vierteln der untersuchten Gattungen aus isodiametrischen oder nur mäßig abgeflachten, gelegentlich sogar palisadenförmig gestreckten Zellen, die mehr oder weniger flüssiges und dann meist farbloses Lipoidplasma führen oder von festen, meist rotbraunen Massen ausgegossen sind. Diese schon von NAGY (1927) bei Iris entdeckte Lipoidschicht ist fast ein Familienmerkmal der Schwertlilien-Gewächse. Sonst gibt es bei den Liliifloren eine als Lipoidschicht ausgebildete Innenepidermis des Ä.I. nur noch bei den einigen Alstroemeriaceen (Bomarea) und besonders ausgeprägt bei Uvularia.

Eine farblose Lipoidschicht findet sich in den meisten Triben; sie stellt das ursprünglichere Verhalten vor und ist namentlich bei den Ixieen (Acidanthera, Crocosmia, Crocus, Gladiolus communis, Hesperantha, Lapeyrousia caerulea, Melasphaerula, Radinosiphon, Tritoniopsis) verbreitet, kommt aber außerdem bei Aristea cyanea, Belamcanda (Abb. 26), Cipura, Diplarrhena und der nahe mit Iris verwandten Siphostylis vor. Leuchtend rot ist das Ölplasma der Innenepidermis bei den Ixieen Babiana villosula und Kentrosiphon gefärbt, während die meisten Irideen (Dietes, Gynandriris, Hermodactylus, Homeria, Iris, Juno, Moraea, Neomarica, Xiphium) sowie Orthosanthus und die Ixieen Dierama, Gladiolus edulis und Petamenes in ihrer Lipoidschicht amorphe, rotbraune Massen führen.

Bei den zwei formenreichsten Triben, den Irideen und den Ixieen, neigt die Lipoidschicht zum Luxurieren. Bei der ersten wird sie häufig mehrschichtig (zweischichtig bei Juno, Siphostylis und Xiphium, meist 3- bis 6-schichtig bei Belamcanda und Iris im engeren Sinn); bei den Ixieen dagegen bleibt sie zwar einschichtig, aber ihre Zellen strecken

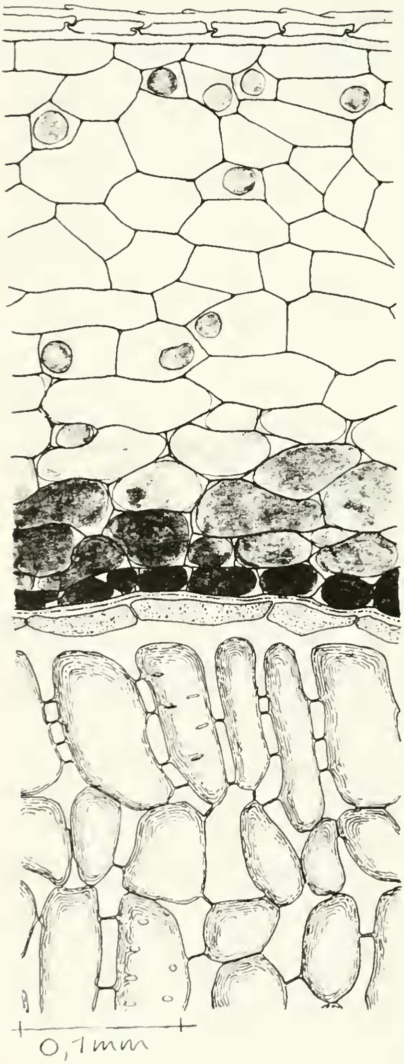


Abb. 26: Samenschale und angrenzendes Endosperm von Belamcanda chinensis. Die Lipoidschicht ist in der Zeichnung dunkel gehalten, aber in vivo fast farblos.

sich nicht selten palisadenförmig (Acidanthera, Babiana villosula, Kentrosiphon und andere), besonders in der Nähe der Chalaza.

Die Innenepidermis besteht bei Libertia und Orthosanthus aus blasig vergrößerten, stark nach innen vorspringenden Zellen. Bei der einen Gattung erscheinen diese bis auf spärliche Plasmareste leer, bei der anderen führen sie rotbraune Massen. Von außen gesehen sind sie hexagonal (Libertia), wodurch sie auf dem I.I. und abgeschwächt auch auf dem Endosperm wabige Eindrücke hinterlassen, oder sie nehmen einen fast rechteckigen Grundriß an und stehen in Längszeilen (Orthosanthus); in diesem Fall prägen sie dem Samenkörper, namentlich aber dem I.I., Längsrippen auf.

In einigen Gattungen, vor allem in solchen, deren übriges Ä.I. stark degeneriert, wird auch die Innenepidermis zerdrückt und kollabiert. Das ist namentlich bei Campynemanthe (Abb. 27), Sisyrinchium, Trimezia und einigen Ixieen (Freesia, Ixia, Schizostylis, Sparaxis, Watsonia und anderen) die Regel.

Das I.I. gliedert sich meist in eine stark zerdrückte Außen- und eine gewöhnlich viel besser erhaltene Innenschicht. Die Tendenz zur Unterdrückung der Außenschicht gibt es zwar auch bei den Colchicaceen, aber nur andeutungsweise; bei den Iridaceen ist sie zum Familienmerkmal geworden. Nach der Ausbildung des I.I. zerfällt diese Familie in die folgenden Gruppen:

(a) Außenschicht des I.I. fast ebenso kräftig wie die Innenschicht, bei Nivenia zum Teil sogar noch mächtiger als diese, 10 bis etwa 80 µ dick, ihre Zellen nur aus den dicken Wänden bestehend, die Lumina auf haarfeine Spalten eingeengt. Außenschicht rotbraun gefärbt, aber meist nicht so intensiv wie die Innenschicht. Die Zellen der Innenschicht tafelförmig abgeflacht oder fast isodiametrisch, ihre Lumina vollständig von rotbraunen Massen ausgegossen oder zum Teil leer. Bei den untersuchten Aristea-Arten sind die Zellen der Innenschicht häufig blasig erweitert und nach innen gewölbt; dadurch erinnert Aristea an viele Irideen. Sonst habe ich dieses Merkmal nirgends beobachtet. - Von den untersuchten Gattungen gehören Aristea und Nivenia hierher, die beide durch ein für die Familie untypisches Ä.I. ausgezeichnet sind.

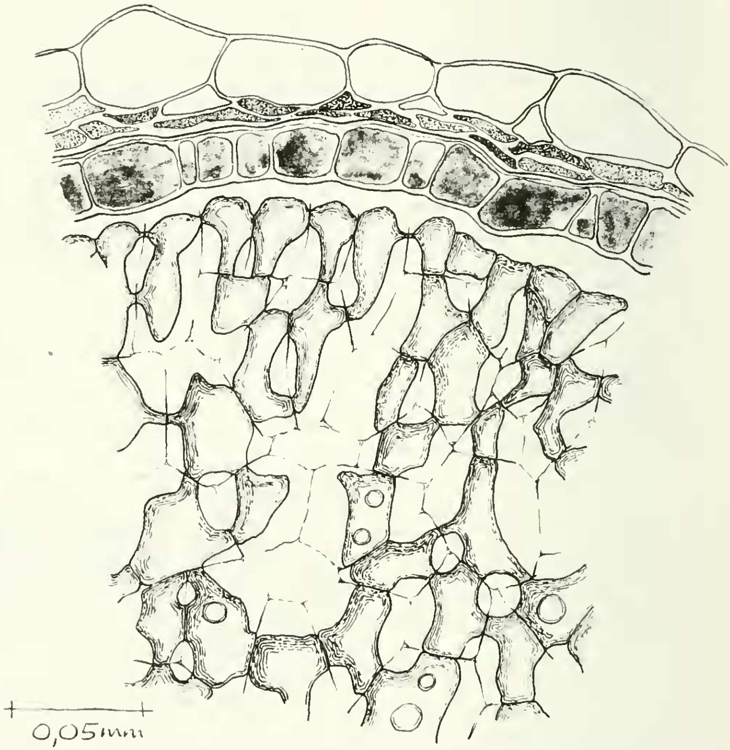


Abb. 27: Samenschale und angrenzendes Endosperm von Campynemanthe viridiflora.

(b) Außenschicht weitaus dünner als die Innenschicht, stark zerdrückt, meist farblos, die antiklinen Wände häufig nicht mehr nachweisbar. Die Innenschicht behält ihre zelluläre Gliederung bei, ihre Zellen kollabieren wenig oder nicht.

(aa) Die Lumina der inneren Zellschicht vollständig von rotbraunen Massen ausgefüllt. - Hierher Campynemanthe, bei der die Innenschicht wenigstens teilweise aus isodiametrischen Zellen besteht (Abb. 27), sowie Cipura, Diplarrhena und Romulea z.T., bei denen sie aus tafelförmig abgeflachten Zellen zusammengesetzt ist. Babiana villosula und Patersonia glauca leiten zur Gruppe (cc) über.

(bb) Die Lumina der inneren Zellschicht von farblosem oder fast farblosem Plasma, ausgefüllt oder scheinbar leer (ausgenommen die Chalazaperipherie). - So verhalten sich Belamcanda (Abb. 26), sämtliche Irideen und die meisten Ixieen. Bei den Irideen (z.B. Cypella, Dietes, Homeria, Iris z.T., Moraea, Neomarica, Tigridia) sind die Zellen der Innenschicht häufig blasig erweitert und uhrglasförmig nach innen gewölbt; dadurch entsteht auf dem Endosperm eine wabige Skulptur.

Die Plasmareste der Innenschicht führen bei einigen Ixieen einen purpurvioletten Farbstoff; dieser ist bei Gladiolus stark, bei Kentrosiphon und Schizostylis wenig wasserlöslich.

(c) Außen- und Innenschicht des I.I. kollabieren vollständig und verlieren ihre antiklinen oder sämtliche Zellgrenzen.

(cc) Außenschicht gewöhnlich farblos, oft kaum mehr nachweisbar, die Innenschicht kräftig rotbraun oder orange gefärbt. - Zu dieser Gruppe gehören einige Ixieen (z.B. Freesia, Hesperantha, Ixia z.T., Lapeyrousia caerulea), Patersonia occidentalis sowie Sisyrinchium, bei dem die Innenschicht auf ihrer Außenseite dicht gehöckert oder fein papillös ist.

(dd) Außen- und Innenschicht gleichfarbig gelb oder braun, kaum unterscheidbar, ein fast homogenes I.l. bildend. - So verhalten sich Libertia und Orthosanthus, deren I.I. leuchtend gelb gefärbt ist, sowie Dierama und wohl noch andere Ixieen, die aber zur vorigen Gruppe überleiten.

Die Iridaceen speichern in ihrem Endosperm Aleuron, fette Öle und in wechselndem Ausmaß Reservezellulose, aber in der Regel keine Stärke. Die Endospermzellen sind häufig springbrunnenförmig angeordnet, das heißt, die Längsstreckung der in der Samenachse liegenden Zellen interferiert mit der Radialstreckung der peripheren Zellen (Abb. 6). Bisweilen sind auch die peripheren so gut wie die meisten weiter innen gelegenen Zellen ganz oder vorwiegend radial gestreckt (Belamcanda, Freesia, Hermodactylus, Iris z.T.), aber häufiger beschränkt sich die Radialstreckung auf die peripheren Schichten, während nach innen zu isodiametrische Zellen überhand nehmen. Selten sind die zentralen Endospermschichten stärker radial gestreckt als die äußeren.

Die Tüpfelung der Endospermzellen erinnert bei den in diesem Merkmal ursprünglichen Gattungen an die der Colchicaceen. Bis auf die ein oder zwei peripheren Zellschichten sind die gut entwickelten Endospermzellen von Belamcanda (Abb. 26), Campynemanthe (Abb. 27), Cipura, Diplarrhena, Libertia, Orthosanthus, Sisyrinchium, sämtlichen Irideen sowie einigen wenigen Ixieen (Crocus z.T., Melasphaerula, Petamenes, Schizostylis z.T., Sparaxis) deutlich getüpfelt. Die Tüpfel sind meist kreisrund, selten elliptisch und häufig schwach behöft. Ihr Durchmesser beträgt in der Regel 4 - 10 µ, seltener (Cipura, Homeria, Trimezia) liegt er zwischen 2 und 5 µ. Tüpfel von wesentlich mehr als 10 µ Durchmesser gibt es nur in Gattungen, die zu den durch ein nicht oder undeutlich getüpfeltes Endosperm überleiten. Die Abstände zwischen den Tüpfeln sind in der Regel kleiner als die Tüpfel-Durchmesser. In den radial gestreckten Zellen stehen die Tüpfel allermeist in ein oder zwei, selten (Homeria) drei antiklinen Zeilen.

Ganz vereinzelt (Belamcanda, Diplarrhena, Homeria, Orthosanthus) greift die Tüpfelung auf die Radialwände der peripheren Endospermschicht über.

Nicht oder höchstens undeutlich getüpfelt - und auch das

nur in den zentralen Endospermteilen - ist das Endosperm der meisten Ixieen sowie von Aristea, Nivenia und Patersonia. Während die Wandstärke der Endospermzellen bei den durch ein getüpfeltes Endosperm ausgezeichneten Gattungen in der Regel 10 - 20 µ beträgt und nur selten etwas darunter liegt, speichern die Iridaceen mit ungetüpfeltem Endosperm merklich weniger Reservezellulose. Die Wandstärke ihrer Endospermzellen schwankt zwischen 1 und 10 µ.

Im allgemeinen führt das Endosperm der Iridaceen keine Stärke. Sogar das degenerierte Gewebe, das den Embryo umgibt, ist gewöhnlich davon frei. Eine Ausnahme macht lediglich Radinosiphon leptostachyus, bei dem die subperipheren Zellschichten mäßig viele, kugelige Stärkekörner von etwa 8 µ Durchmesser führen. In ihrem Gehalt an Lipoiden stehen jedoch die stärkehaltigen Zellen den stärkefreien nicht nach.

Die meisten Iridaceen besitzen im reifen Samen einen wohlentwickelten, walzlichen, geraden Embryo von ein bis zwei Dritteln, höchstens 3/4 der Endospermlänge. Nicht selten, aber lange nicht so verbreitet wie bei den Colchicaceen sind Zwergembryonen, die weniger als ein Fünftel der Länge des Endosperms einnehmen. Solche finden sich bei Aristea, Campynemanthe, Kentrosiphon, Nivenia und Patersonia (Abb. 3). In zwei Fällen, bei Dierama pendula und Tritoniopsis ramosa, die beide zu den Ixieen gehören, führt der Embryo Stärke.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die häufig reitenden, im allgemeinen unifazialen Laubblätter und das Fehlen des inneren Staubblatt-Wirtels machen die Iridaceen zu einer der am leichtesten kenntlichen Familien der Liliifloren. Darüber hinaus sind die meisten von ihnen durch verkorkte Idioblasten mit vierkantigen, prismatischen Kristallen ausgezeichnet, wie sie sonst nur bei den asparagoiden Liliifloren vorkommen. Allerdings sind die Kristalle der Iridaceen unbehüllt, während die der übrigen Liliifloren von einer membranösen, oft verkorkenden Hülle umgeben sind. (ROHERT und ZALENSKI 1899).

Trotzdem steht die Familie unter den Liliifloren nicht ganz isoliert. In einigen Merkmalen erinnern die Iridaceen deutlich an die Gattungen um Colchicum und Uvularia, so in den häufig behüllten Knollen, im Fehlen von Raphiden, den extrorsen Antheren, den nur am Grund miteinander verwachsenen Griffelästen, den vielfach kugeligen Samen, vor allem in der

bei *Uvularia* wie den meisten Iridaceen als Lipoidschicht ausgebildeten Innenepidermis des Ä. I. sowie im I. I., dessen Außenschicht stärker zum Degenerieren neigt als die innere.

Besonders augenfällig illustrieren die Gattungen *Campynema*, *Campynemanthe* und *Isophysis* (*Hewardia*) den Übergang von den diplostemonen Colchicaceen mit ihren hypogynen Blüten zu den haplostemonen und durch Epigynie ausgezeichneten Iridaceen. *Isophysis* besitzt wie die Colchicaceen einen freien Fruchtknoten, aber ihr Andrözeum ist nach Art der Iridaceen haplostemon. Der Fruchtknoten ist bei *Campynema* und *Campynemanthe* wie bei den Iridaceen mit der Blütenhülle verwachsen, aber im Gegensatz zu diesen sind beide Staubblatt-Kreise vorhanden. Von den zwei Gattungen scheint *Campynema* den Colchicaceen, *Campynemanthe* den Iridaceen näher zu stehen. Die erste besitzt gleichartige und extrorse Antheren, bei *Campynemanthe* dagegen sind die dem äußeren Kreis zugehörigen Antheren extrors und größer als die seitlich aufspringenden des inneren Wirtels.

Die Heimat von *Campynema* und *Isophysis* ist Tasmanien; *Campynemanthe* stammt aus Neukaledonien. Ihre anatomischen und gametophytischen Merkmale sowie die Inhaltsstoffe sind unbekannt, doch standen mir wenigstens von *Campynemanthe* Samen zur Verfügung. Diese stimmen in fast allen Stücken mit jenen der Iridaceen überein. Vom Standpunkt der Samenanatomie kann *Campynemanthe* unbedenklich als eine primitive Iridacee mit sechs Staubblättern und freien Styluli bezeichnet werden. Unter den eigentlichen Iridaceen besitzt *Cipura* ähnliche Samen.

Die einzige Familie, zu der die Schwertlilien-Gewächse sichere und einigermaßen nahe verwandtschaftliche Beziehungen zeigen, sind die Colchicaceen. Freilich ist der Zusammenhang nicht ganz so eng, wie LOTSY (1911) vermutete. Denn wenigstens in einzelnen Merkmalen, wie dem Besitz eigentümlicher Alkaloide, dem Fehlen von Stereoidsaponinen und der regelmäßig unterbleibenden Abgliederung einer Deckzelle sind auch die Colchicaceen spezialisiert. Einen weiteren, sehr wichtigen Unterschied ergibt der Teilungsmodus der Pollenmutterzelle: diese teilt sich bei den Colchicaceen sukzedan, bei den Iridaceen simultan. Außerdem scheint den Iridaceen die bei den Colchicaceen verbreitete Chelidonsäure zu fehlen, aber das wiegt nicht schwer, denn es dürfte sich dabei um ein abgeleitetes Merkmal der Iri-

daceen handeln.

Aufgrund der ähnlichen Pollen vergleicht ERDTMAN (1952) *Campynema* und *Campynemanthe* mit *Isophysis* und den Corsiaceen *Arachnitis* und *Corsia*. Von dieser kleinen Familie habe ich keine Samen gesehen. Nach der Abbildung bei LOTSY (1911) sind sie winzig klein und schmal lanzettlich. Solche Feilspan-Samen sind bei den colchicoiden Liliifloren nicht selten; es gibt sie vor allem bei den Gattungen um *Narthecium* und *Tofieldia*, aber auch den Iridaceen geht diese Samenform nicht vollständig ab.

Die von HUTCHINSON (1934) vermuteten Beziehungen zwischen *Aphyllanthes* und *Aristea* sind sicher nicht verwandtschaftlicher, sondern rein konvergenter Natur.

Tribusgliederung. Unter den vorliegenden Versuchen einer natürlichen Tribusgliederung deckt sich der von LEWIS (1954) am besten mit den Samenmerkmalen. Als einzige Verbesserung empfiehlt sich der Ausschluß von *Aristea* aus den Irideen. Die Samen der mit *Aristea* verwandten Gattung *Bobartia* sind mir nicht bekannt. Allerdings berücksichtigt LEWIS nur die afrikanischen Iridaceen, die in der Mehrzahl auf die Triben Irideen (= Moraeen) und Ixieen entfallen. Diese beiden Triben haben schon BENTHAM und HOOKER (1883) im wesentlichen richtig definiert. Als heterogen stellten sich dagegen die Sisyrinchieen im Sinn von BENTHAM und HOOKER heraus. Diese umfassen einerseits mehrere isolierte Gattungen und Gattungsgruppen, andrerseits Sippen, die richtiger den Irideen (z.B. *Belamcanda*; wohl auch *Galaxia*, doch kenne ich deren Samen nicht) zugewiesen werden.

Die von HUTCHINSON (1934) vorgeschlagene Einteilung der Familie bedeutet keine Verbesserung wegen der Zertrümmerung der in sich geschlossenen Irideen und Ixieen in mehrere, viel schwächer definierte Triben. Auch enthalten die Sisyrinchieen, die HUTCHINSON entgegen der Auffassung von BENTHAM und HOOKER stark einengt, noch immer ganz unverwandte Bestandteile (z.B. *Belamcanda* und *Diplarrhena*). Das gleiche gilt für die Aristeen und Croceen HUTCHINSONs.

Für eine natürliche Gliederung der Iridaceen ist die Berücksichtigung der Samenmerkmale von großem Nutzen. Freilich sind diese nur von zwei Dritteln der Gattungen bekannt. Nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen zerfällt die Fa-

milie - ohne Berücksichtigung der Gattungen Campynema, Campynemanthe und Isophysis - in die folgenden Triben:

(a) Blüten niemals in Ähren. Teilblütenstände (Spathen) 2 - bis vielblütig, selten einblütig. Perigonröhre fehlend oder kurz, selten lang. Tepalen meist sehr vergänglich. Nektarsekretion aus dem Grund der Tepalen. Samen ungeflügelt. Ä.I. mehrschichtig, bleibend; Lipoidschicht, soweit vorhanden, eine oder mehrere Zellen mächtig, ihre Zellen niemals radial gestreckt. Endosperm bis auf die periphere Zellschicht (bisweilen sogar diese) regelmäßig getüpfelt. Embryo ein Drittel bis fast 3/4 so lang wie das Endosperm, selten zwergig. Immergrüne oder laubwechselnde Rhizomstauden oder Geophyten mit behüllten Knollen; für einige Gattungen werden Zwiebeln angegeben.

(aa) Perigonröhre fehlend oder sehr kurz. Griffeläste infolge einer Torsion des Griffels mit den Staubblättern abwechselnd. Lipoidschicht, soweit vorhanden, eine Zelle mächtig. I.I. vollständig oder nur seine Innenschicht gelb oder braun gefärbt, die Zellen der Innenschicht niemals blasig erweitert.

(aaa) Außenepidermis des Ä.I. nicht kollabiert, ihre Zellen wie die der Innenschicht des gleichfalls seine Zellgliederung bewahrenden I.I. von rotbraunen Massen ausgefüllt. Lipoidschicht gewöhnlich vorhanden, farblos. - Hierher gehören von den untersuchten Gattungen Cipura und Diplarrhena; die eine soll eine Zwiebelpflanze sein, die andere besitzt eine unverdickte Grundachse und in einer grundständigen Rosette zusammengedrängte Laubblätter.

Diesen Gattungen steht Campynemanthe am nächsten.

(bbb) Außenepidermis des Ä.I. vollständig kollabiert, farblos oder durch Phlobaphene gefärbt. Lipoidschicht, soweit vorhanden, farblos oder rotbraun. I.I. stark degeneriert, ohne nachweisbare antikline Zellwände.

(aaaa) Lipoidschicht aus großen, meist blasig erweiterten Zellen gebildet. Beide Schichten des I. I. gleichartig, in eine fast homogene, leuchtend gelbe Membran umgeformt. Embryo ein Drittel bis ein Sechstel so lang wie das Endosperm. - Hierher Libertia und Orthosanthus.

(bbbb) Lipoidschicht fehlend. I. I. ungleichschichtig, nur die Innenschicht erzeugt eine dunkelbraune Membran. Embryo länger als das halbe Endosperm: Sisyrinchium.

(bb) Perigonröhre fehlend, kurz oder lang. Griffeläste sich mit den Staubblättern deckend (auch bei Belamcanda ?). Lipoidschicht meist vorhanden, eine oder mehrere Zellen dick, sehr häufig gefärbt. I. I. farblos, mit nicht kollabierter Innenschicht. - So verhalten sich die Irideen (= Moraeen), zu denen aufgrund der Samenmerkmale auch Belamcanda gehört.

(b) Blüten niemals in Ähren. Teilblütenstände (Spathen) ein- bis vielblütig. Perigonröhre sehr kurz bis lang. Tepalen vergänglich oder dauerhaft. Nektarsekretion wie bei (a). Samen ungeflügelt. Ä. I. zwei- oder mehrschichtig; Lipoidschicht, soweit vorhanden, eine Zelle mächtig, farblos oder seltener gelbbraun gefärbt, ihre Zellen nicht radial gestreckt. Endosperm ungetüpfelt. Embryo zwergig, ein Fünftel bis ein Zehntel so lang wie das Endosperm. Wohl durchwegs immergrüne Rosettenstauden oder Sträucher, aber keine Geophyten.

(cc) Spathen zwei- bis vielblütig, selten einblütig. Perigonröhre ziemlich lang. Filamente mit der Perigonröhre verwachsen. Samen am Chalaza- oder Mikropylende oder an beiden Enden mit einem Anhängsel. Ä. I. bleibend, mehrschichtig. Lumina der äußeren Epidermis von rotbraunen Massen ausgefüllt. Ä. I. schwach verholzt. I. I. dünn, kaum 5 μ mächtig, farblos oder rotbraun; die Außenschicht

ohne, die Innenschicht mit meist undeutlicher Zellstruktur. - Hierher die australische und südwestpazifische Gattung P a t e r s o n i a .

(dd) Spathen meist ein-, nur bei A r i s t e a ein- bis mehrblütig. Perigonröhre sehr kurz bis lang. Filamente frei. Samen ohne Anhängsel. Ä. I. bleibend oder sich bei der Reife auflösend, wenigstens bei A r i s t e a zweischichtig. Die Lumina der äußeren Epidermiszellen von rotbraunen Massen ausgefüllt oder farblos und dann fast leer. I. I. sehr mächtig, 20 bis über 100 µ mächtig, beide Zellschichten ungefähr gleich dick und wenigstens die innere rotbraun gefärbt. - Dieser fast ganz auf Afrika nebst Madagaskar beschränkte Formenkreis umfaßt einerseits A r i s t e a , zu der durchwegs krautige Formen mit in einer grundständigen Rosette zusammengedrängten Laubblättern und sehr ephemeren Blütengehören und andrerseits die strauchigen Gattungen K l a t t i a , N i v e n i a und W i t s e n i a mit verhältnismäßig dauerhaften Tepalen. Samen von K l a t t i a und W i t s e n i a habe ich nicht gesehen.

(c) Blütenstand meist ährig. Teilblütenstände (Spathen) einblütig. Perigonröhre gewöhnlich gut entwickelt, nur bei R o m u l e a meist sehr kurz. Tepalen verhältnismäßig dauerhaft. Nektarsekretion gelegentlich aus dem Grund der Filamente (nach PORSCH 1914 bei R o m u l e a), meist aber in drei äußeren, an der Basis des Griffels in den Septen gelegenen Furchen und in drei, in der Verwachsungslinie der Fruchtblätter liegenden Spalten (SCHNIEWIND-THIES 1897). Samen nicht selten geflügelt. Ä. I. mehrschichtig, bleibend; Lipoidschicht, soweit vorhanden, nur eine Zelle mächtig, farblos oder gefärbt, gelegentlich aus palisadenförmig gestreckten Zellen bestehend. Endosperm ungetüpfelt oder nur die zentralen Endospermzellen getüpfelt, seltener das ganze Endosperm bis auf die stets tüpfelfreie periphere Zellschicht getüpfelt. Embryo ein Drittel bis fast 3/4 so lang wie das Endosperm, selten wesentlich kleiner. Fast durchwegs Geophyten mit behüllten Knollen und nur eine Vegetationsperiode lebenden Laubblättern. - Hierher gehören die Ixieen einschließlich C r o c u s , R o m u l e a und wohl auch S y r i n g o d e a .

Diese formenreichste Tribus der Iridaceen ist mit Ausnahme von den drei auf Europa und Westasien übergreifenden Gattungen Crocus, Gladiolus und Romulea rein afrikanisch.

XVI. Die Alstroemeriaceen.

Zwischen den beiden großen Entwicklungslinien, in die sich die colchicoiden Liliifloren gabeln, vor allem aber zwischen die Colchicaceen auf der einen und die eigentlichen Liliaceen auf der anderen Seite, vermittelt die kleine, süd- und mittelamerikanische Familie Alstroemeriaceen. Von zwei der vier Gattungen dieser Familie, Alstroemeria und Bomarea, standen mir Samen zur Verfügung.

Samenmerkmale. Die Samen der genannten Gattungen sind kugelig oder gelegentlich rundlich ellipsoidisch. Ihr Durchmesser, bzw. ihre Länge beträgt bei Alstroemeria 2,8 - 3,5 mm, bei Bomarea edulis 4 - 6 mm. Sie sind streng anatrop. Die Raphe springt bei Alstroemeria nicht oder kaum vor, häufig ist sie ein wenig in das Ä. I. eingesenkt; bei Bomarea ist die Raphe äußerlich kaum wahrzunehmen. Die Chalaza ist kreisrund, wie bei den meisten Liliifloren mit kugeligen Samen; bei Alstroemeria tritt sie als eine leicht erhöhte Scheibe oder als Ringwulst hervor, bei Bomarea ist sie, solange die Samenschale nicht eingetrocknet ist, von außen gar nicht zu erkennen.

Das Ä. I. setzt sich bei Alstroemeria aus 4 - 8 Zellschichten zusammen und trocknet bei der Reife aus; anders verhält sich Bomarea edulis, deren viel mächtigeres Ä. I. eine regelrechte Sarkotesta erzeugt.

Die Schichtgliederung des Ä. I. ist nur schwach entwickelt. Die Außenepidermis besteht bei den untersuchten Alstroemerien aus etwas abgeflachten oder halbkugelig aufgewölbten Zellen mit allseits gleichmäßig schwach verdickten Wänden; die Zellen (vor allem die stark gewölbten) sind von gelben bis orangebraunen Plasmaresten ausgekleidet oder (die stärker zusammengedrückten) von ebenso gefärbten Massen ausgefüllt.

Bomarea edulis ist demgegenüber durch stark tafelförmig abgeplattete, aber nicht kollabierte, äußere Epidermiszellen mit kräftigen Außen-, aber dünnen Radial- und Innenwän-

den gekennzeichnet. Bis auf kleinere, goldgelbe Plasmareste erscheinen diese Zellen leer.

In der Aufsicht sind die äußeren Epidermiszellen bei Alstroemeria unregelmäßig polygonal und ungefähr so lang wie breit, bei Bomarea ebenso oder fast rechteckig und häufig schwach längs gestreckt.

Die übrigen Ä.I.-Zellen sind gleichfalls etwas zusammengedrückt, aber zum Teil auch isodiametrisch; ihre Wände werden häufig von dünnen, gelbroten Plasmaresten ausgekleidet, es kommen aber schichtweise auch farblose Zellen vor, und zwar ist bei Alstroemeria vor allem die Innenepidermis, zum Teil auch die daran angrenzenden Zellagen, farblos, bei Bomarea sind es dagegen die subperipheren Schichten des Ä.I. Die inneren Zellschichten des Ä.I. führen bei Alstroemeria etwas Lipoidplasma in fester Form, bei Bomarea massenhaft flüssiges Ölplasma. Gegen die Peripherie hin nehmen die scheinbar leeren, das heißt, mit Luft (Alstroemeria) oder Wasser (Bomarea) gefüllten Zellen überhand. Weitere Ansätze zu einer schichtweisen Differenzierung des Ä.I. zeigen sich in der gegenüber den angrenzenden Schichten verhältnismäßig kleinen und bisweilen isodiametrischen Zellen der Innenepidermis, sowie der ungleichmäßigen Verholzung. Diese ist bei Bomarea edulis sehr dürftig und beschränkt sich wie bei vielen Colchicaceen auf die Primärwände der Innenepidermis, bei Alstroemeria aurantiaca sind dagegen nur die subperipheren Zellschichten deutlich verholzt.

Die Samen von Alstroemeria sind in allen Teilen stärkefrei; bei Bomarea edulis führt die Sarkotesta, die äußere Epidermis ausgenommen, häufig ein paar Stärkekörner. Andrerseits sind bei Alstroemeria einzelne Zellen der subepidermalen Schicht in regelmäßigen Abständen stark vergrößert und blasig aufgewölbt; diese Zellen bedingen die Warzen auf der Samenschale. Sie werden von den kleineren Epidermiszellen bedeckt. Bei einer Samenprobe (als Alstroemeria chiloensis erhalten) führen die subepidermalen Blasenzellen regelmäßig ein Raphidenbündel.

Ganz im Gegensatz zu den Colchicaceen und Iridaceen degeneriert das I.I. in eine dünne, scheinbar einheitliche, farblose Membran, die keine Zellstruktur mehr erkennen läßt.

Das durchwegs aus dickwandigen Zellen zusammengesetzte

Endosperm entspricht im wesentlichen dem der beerenfrüchtigen, asparagoiden Liliifloren und der Colchicaceen. Wie bei diesen speichert es außer sehr viel Reservezellulose Aleuron sowie massenhaft fettes Öl, aber keine Stärke.

Die Radialstreckung der Zellen ist ziemlich ausgeprägt, besonders stark bei Bomarea edulis, bei der sie sogar die periphere Zellschicht ergreift. Bei den untersuchten Alstroemerien besteht diese aus isodiametrischen oder im Vergleich zu den subperipheren Schichten nur schwach gestreckten Zellen.

In beiden Genera ist das Endosperm getüpfelt, meist sogar die periphere Zellschicht, obgleich nicht ohne Ausnahme und spärlicher als die inneren Zellen. Der Durchmesser der in der Regel kreisrunden, mehr oder weniger deutlich behöften und infolge der mächtigen Wandverdickung röhrigen Tüpfel beträgt 2,5 - 6 μ. Er ist kleiner als die Abstände zwischen den Tüpfeln. In den gestreckten Endospermzellen stehen die Tüpfel häufig in zwei antiklinen Zeilen.

Der kurz walzliche Embryo nimmt ein Drittel oder 2/5 der Endospermlänge ein.

Verwandtschaftsverhältnisse. Die Alstroemeriaceen, von den älteren Autoren wegen ihrem mit der Blütenhülle verwachsenden Fruchtknoten zumeist den Amaryllidaceen einverleibt, hängen verwandtschaftlich mit verschiedenen Liliifloren-Gruppen zusammen, aber keineswegs mit den Amaryllidaceen. Von diesen weichen sie namentlich durch folgende Merkmale ab:

(a) Fehlen von Alkaloiden.

(b) Stereoide Saponine verbreitet, wenn auch nicht bei allen Arten; die Amaryllidaceen sind saponinfrei (HEGNAUER 1963).

(c) Im Vergleich zu den zwiebelartigen, asparagoiden Liliifloren geringer Schleimgehalt der vegetativen Organe.

(d) Zwischen den Laubblättern gestreckte Internodien und seiner Länge nach laubig beblätterten Sproß.

(e) Endständige Infloreszenzen (IRMISCH 1850).

(f) Krautige Tragblätter der Blüten.

(g) Im Vergleich zu den Amaryllidaceen viel weniger innige Verwachsung von Blütenhülle und Fruchtknoten (BUXBAUM 1954).

(h) Häufig schachbrettartig oder tropfenförmig gezeichnete Blütenblätter. Dieses Zeichnungsmuster scheint es bei den asparagoiden Liliifloren nicht zu geben, dagegen ist es unter den colchicoiden (Colchicum, Fritillaria, Lilium, Rhinopetalum, Tricyrtis) verbreitet und fehlt auch den dioscoreoiden Liliifloren (Lapageria) nicht ganz.

(i) Fehlen von Septalnektarien. Der Nektar wird bei den Alstroemeriaceen vom Grund der Tepalen ausgeschieden.

(k) Antheren "pseudobasifix", das heißt, röhrig über der Spitze des Filaments verwachsen (BUXBAUM 1954).

(l) Griffel oberwärts in drei Äste gespalten.

(m) Gynäzeum bei Leontochir und Schickendantzia parakarp.

(n) Fehlen von Phytomelan in der Samenschale.

(o) Innere Schichten des Ä.I. wenigstens zum Teil eine Lipoidschicht andeutend.

In Wirklichkeit gehört diese Familie ganz in die Nähe der Colchicaceen und der Liliaceen im engeren Sinn. Mit den einen ist sie verbunden.

durch das wenigstens spurenweise Vorkommen von Chelidonsäure (RAMSTADT 1953),

die oberwärts freien Griffeläste (die Liliaceen i. e. S. besitzen meist einen einfachen Griffel),

die kugeligen Samen,

die bei Bomarea edulis wie bei Gloriosa beerenähnliche Samenschale,

die bei dieser Art fein verholzte Innenepidermis des Ä.I.

und den nach dem Normaltyp gebaute Embryosack.

An die eigentlichen Liliaceen erinnert sie

durch den Besitz von stereoiden Saponinen (HEGNAUER 1963),

die den Ausläufer-Zwiebeln mancher neuweltlicher Lilium-Arten ähnliche Grundachse (BUXBAUM 1951)

und die introrsen, "pseudobasifixen" Antheren (BUXBAUM 1954).

Zu den wichtigsten, den Alstroemeriaceen, Colchicaceen und Liliaceen im engeren Sinn gemeinsamen Kennzeichen gehören neben einigen der schon beim Vergleich mit den Amaryllidaceen genannten Merkmale, wie dem verhältnismäßig geringen Schleimgehalt der vegetativen Teile, dem häufig seiner Länge nach belaubten Stengel, den krautigen Tragblättern der Blüten, der nicht selten schachbrettartigen Zeichnung der Tepalen, den meist am Grund der Tepalen befindlichen Nektarien und den infolgedessen fehlenden Septalnektarien und der niemals schwarzkrustigen Samenschale vor allem der sukzedane Teilungsmodus der Pollenmutterzelle, das Fehlen einer Deckzelle sowie die nukleäre Endospermbildung.

In einigen Merkmalen sind die Alstroemeriaceen, vor allem die Gattungen Bomarea, Leontochir und Schickendantzia, weiter fortgeschritten als die Liliaceen i. e. S. und erst recht als die Colchicaceen. Hier sind zu erwähnen:

der windende Sproß von Bomarea,

die häufig inversen Laubblätter,

die gelegentlich ungleichen Tepalen,

die Verwachsung der Blütenhülle mit dem Fruchtknoten,

die Parakarpie von Leontochir und Schickendantzia, sowie

das vollständig kollabierte, dünne und farblose I. I., dieses erinnert ganz an jenes der meisten asparagoiden Liliifloren, aber auch bei Tricyrtis ist das I. I. ebenso stark reduziert.

Dagegen teile ich die Meinung BUXBAUMs (1953) nicht, nach der die kugeligen Samen der Alstroemerien von den defor-

mierten der eigentlichen Liliaceen abzuleiten und ein im Grund progressives Merkmal seien. Es ist zwar durchaus richtig, daß einige Gruppen der von Haus aus flachsamigen Liliaceen i. e. S. zu tereten Samen zurückkehren, aber die ursprüngliche Kugelform wird in diesen Fällen wohl niemals wieder erreicht.

Überhaupt sind die Alstroemeriaceen keineswegs, wie BUXBAUM (1953) annimmt, aus neuweltlichen Liliaceen i. e. S. (BUXBAUM schreibt "Lilioideen") hervorgegangen, sondern sie können sich nur mit diesen und den Colchicaceen aus gemeinsamen Vorfahren entwickelt haben. Das ergibt sich zwingend aus den Merkmalen, in denen die Alstroemeriaceen entweder ursprünglicher geblieben sind als die Colchicaceen und die Liliaceen, wie dem Vorkommen von Calciumoxalat in Raphidenform und überhaupt in ihren Inhaltsstoffen, sowie in den auf S. 450 genannten Merkmalen, in denen sie zwar mit den Colchicaceen, aber nicht mit den Liliaceen korrespondieren.

XVII. Calochortus, Veratrum und die eigentlichen Liliaceen.

In der Anhäufung ursprünglicher Merkmale übertreffen die Colchicaceen alle übrigen, colchicoiden Liliifloren. Dennoch besteht zwischen ihnen und den dioscoreoiden Liliifloren kein näherer Zusammenhang. Umgekehrt verhält es sich mit den Gattungen um Calochortus, Lilium und Veratrum. Diese stehen durchwegs auf einer etwas höheren Entwicklungsstufe als viele Colchicaceen, aber sie hängen über Medeola und Scoliopus eng mit den Trilliaceen zusammen.

Ihren vegetativen Organen nach gehören Medeola und Scoliopus noch ganz zu den dioscoreoiden Liliifloren, zumal Medeola mit ihrem dicklichen Rhizom, das stark an jenes von Trillium erinnert, und den netzaderigen, wirtelig angeordneten Laubblättern. Außerdem sind sie durch ihre Beerenfrüchte von den in der Regel Kapseln tragenden colchicoiden Liliifloren getrennt. Freilich ist die Abgrenzung der colchicoiden von den dioscoreoiden Liliifloren anhand der Blattaderung wie der Früchte künstlich; in Wirklichkeit überschneiden sich diese in Medeola und Scoliopus.

Im Gegensatz zu den überwiegend südhemisphärischen, meist durch isodiametrische, häufig kugelige Samen ausgezeichneten Alstroemeriaceen, Colchicaceen und Iridaceen sind die von Haus aus holarktischen Liliaceen im engeren Sinn wie auch die

Gattungen um Calochortus und Veratrum insgesamt durch mehr oder weniger deformierte Samen ausgezeichnet.

Tricyrtis und die eigentlichen Liliaceen. Aus diesem Formenkreis standen mir von fast allen Gattungen Samen zur Verfügung, ausgenommen Eduardoregelia und Giraldiella.

Samenmerkmale. Nach Gestalt und Größe der Samen verteilen sich die hierher gehörigen Genera auf die folgenden Gruppen:

(a) Samen länglich, ellipsoidisch, länglich halbeiförmig oder spitz eiförmig, nicht oder wenig abgeflacht, im Querschnitt kreisrund, gelegentlich auch rechteckig oder rundlich dreieckig, ungeflügelt, klein bis mittelgroß, 2 - 5 mm lang bei einem Durchmesser von 1 - 2,8 mm, mit gerader oder fast gerader Achse (anatrop). Chalaza so lang wie breit. - Hierher gehören Gagea Untergattung Gagea, Erythronium (Abb. 3), außerdem wohl auch Eduardoregelia und Tulipa Untergattung Orythia, von denen ich keine Samen gesehen habe.

(b) Samen in den Fruchtfächern wie Münzen in einer Geldrolle übereinander liegend, durch gegenseitigen Druck abgeplattet, im Umriß eiförmig, halbeiförmig, abgerundet dreieckig oder länglich rautenförmig, geflügelt oder ungeflügelt, klein bis sehr groß. Samenachse gerade oder kampylotrop. Chalaza länger als breit.

(aa) Samen klein, 1,2 - 2,2 mm lang und 1 - 1,4 mm breit, abgeflacht eiförmig, ungetüpfelt, mit gerader Achse und länglich elliptischer Chalaza. Hierher Tricyrtis.

(bb) Samen klein bis sehr groß, 2,4 - 15 mm lang und 2 - 12 mm breit, häufig halbeiförmig oder abgerundet dreieckig, geflügelt oder ungeflügelt, mit gerader bis stark gekrümmter Achse. Chalaza linealisch.

(aaa) Samen klein bis mäßig groß, 2,4 - 8 mm lang und 2 - 6 mm breit, nicht oder kaum geflügelt. Samenachse meist schwach gekrümmt. Chalaza linealisch, nicht gegen

die Mikropyle hin verlängert. - So verhalten sich Gagea Untergattung Hornungia, Lloydia und Tulipa (ohne Orythia).

(bbb) Samen groß bis sehr groß, 5 - 15 mm lang und 4 - 12 mm breit, mit deutlichem, rings umlaufendem Flügelsaum, nur bei Notholirion ungeflügelt. Samenachse mäßig bis stark gekrümmt. Chalaza schmal linealisch, merklich gegen die Mikropyle hin vorgezogen. Diese Gruppe umfaßt die Gattungen Cardiocrinum, Fritillaria, Korolkowia, Lilium, Nomocharis, Notholirion und Rhinopetalum.

In den flachsamigen Gattungen sind die Samen wie bei den Agaven in jedem Fruchtfach in zwei nebeneinander stehenden Säulen angeordnet.

Die Flügelsäume der letztgenannten Gattungsgruppe gehen aus dem Ä. I., dem Chalazagebiet und der Raphe hervor. Ihre Breite beträgt 0,5 - 2 mm, nur bei Cardiocrinum wird der Flügelsaum bis 5 mm breit.

Obwohl auch Tricyrtis und die Liliaceen im engeren Sinn auf Vorfahren mit rundlichen Samen zurückgehen dürften, besitzen sie ursprünglich abgeplattete Samen. Die Ausnahmen, wie Gagea Untergattung Gagea und Erythronium bilden keineswegs einen Übergang zu den Alstroemeriaceen oder Colchicaceen, sondern ihre Samen behalten im Grund die Proportionen der Samenanlage bei, ohne wie bei den ursprünglicheren Gattungen eine Verformung und Krümmung zu erleiden. Diese Neotenie ist durchwegs mit dem Besitz von Zwergembryonen und häufig mit dem Vorkommen von Eläosomen verbunden (Abb. 3), beides Neuerungen, für die sich eine ähnliche Deutung anbietet. Die nicht abgeflachten Samen der eigentlichen Liliaceen sind ungeflügelt, aber häufig springt bei ihnen die Raphe als ein schmaler häutiger (Gagea lutea) oder fleischiger (G. pusilla) Kiel vor. Von hier aus ist es nur ein kleiner Schritt zu den ein Eläosom (SERNANDER 1906) führenden Samen von G. arvensis; hier speichert die Raphe namentlich gegen die Chalaza zu sowie das Chalazagebiet selbst in den subperipheren Zellschichten Lipoide (BRESINSKY 1963). Im Gegensatz zu Gagea besitzen die altweltlichen Erythronium-Arten (nicht E. grandiflorum) regelrechte Chalaza-Eläosomen (Abb. 3).

Das sind länglich kegelförmige, sichel- oder uhrfederförmig eingerollte Anhängsel am Chalazaende, die sich durch ihre weißliche Farbe scharf von der rotbraunen Samenschale abheben. Außer reichlich Ölplasma enthält das Anhängsel vereinzelt Stärkekörner.

Das Ä. I. ist ziemlich arm-, gelegentlich sogar nur zweischichtig. Seine Zellen sind zumal auf den Breitseiten gewöhnlich stark abgeflacht und oft kollabiert, auf den Schmalseiten behalten sie dagegen häufig ihre geräumigen Lumina bei. Das ist gelegentlich auch sonst der Fall, wie bei Gagea fistulosa fast im ganzen Ä.I., bei Nomocharis farreri in den 2 - 3 peripheren Zellschichten des Ä.I., bei Cardiocrinum giganteum und Notholirion thomsonianum in der äußeren und bei Tricyrtis latifolia in der inneren Epidermis. Ihre Lumina erscheinen in diesem Fall bis auf einzelne, rotbraune oder farblose Plasmareste leer, nur bei Cardiocrinum und Notholirion fand ich sie prall gefüllt mit farblosem Lipoidplasma. In der Regel werden die Zellen von Phlobaphen-haltigen, rot- oder gelbbraunen Plasmabelägen ausgekleidet oder die kollabierten davon ausgefüllt.

Die Zellwände des Ä.I., zumal die primären, sind häufig etwas verholzt; ganz im Gegensatz zu den Colchicaceen und Alstroemeriaceen ist gewöhnlich die Verholzung der äußeren Epidermis am kräftigsten. Nur die Außenwände der äußeren Epidermis sind bei Nomocharis farreri und Notholirion thomsonianum verholzt, bei Cardiocrinum und Fritillaria dagegen verbreitet sich die Verholzung über alle primären Zellwände der Außenepidermis, während das übrige Ä.I. bei den genannten Sippen unverholzt ist. Im Gegensatz dazu sind bei Lilium regale die Zellwände des ganzen Ä.I. gleichmäßig schwach und bei Fritillaria lanceolata und F. meleagris die mächtigen Außenwände der äußeren Epidermis sehr stark, die übrigen Zellwände des Ä.I. schwach verholzt.

Abweichend von den eigentlichen Liliaceen sind bei Tricyrtis latifolia nur die primären Zellwände der inneren, nicht aber die der äußeren Zellschicht des wohl nur zwei Zellen dicken Ä.I. dünn verholzt. Die Zellen der Innenschicht behalten übrigens ihre geräumigen Lumina bei und sind stark quer zur Samenachse gestreckt. Eine andere Art aus dieser Gattung, Tricyrtis hirta, besitzt wie Erythronium,

Lloydia und Tulipa ein Lignin-freies und vollständig kollabiertes Ä. I.

Abgesehen von der Tendenz zur Verholzung ist die Außenepidermis vom übrigen Ä. I. oft nur schwach abgesetzt, am wenigsten bei Fritillaria imperialis und Lilium. Durch merklich verdickte Außenwände ist sie bei Erythronium, Fritillaria lanceolata und F. meleagris, Lloydia und Tulipa ausgezeichnet. Im Gegensatz zu Calochortus und der ganzen nachfolgenden Tribusgruppe sind die antiklinen Wände der äußeren Epidermiszellen auch dann nicht getüpfelt, wenn diese Schicht nicht degeneriert. Eine Ausnahme macht nur (die einzige untersuchte Art von) Gagea Untergattung Hornungia, bei der die Samenflanken, woselbst das Ä. I. vollständig kollabiert, von einem schmalen, nur 1 - 2 Zellen hohen und breiten Streifen aus wohl erhaltenen, mehr oder weniger isodiametrischen, scheinbar leeren Zellen mit rotbraun gefärbten, ausgiebig verholzten und grob getüpfelten Zellen eingesäumt werden.

Von außen gesehen erscheinen die äußeren Epidermiszellen teils polygonal mit geraden, antiklinen Wänden, teils sind sie stark buchtig verzahnt. Im ersten Fall sind die Zellen ungefähr so lang wie breit oder ausnahmsweise ein wenig längs gestreckt, quadratisch oder hexagonal (Fritillaria imperialis, Gagea, Lloydia, Notholirion, Tricyrtis latifolia) oder sie sind regelmäßig quer zur Samenachse gestreckt und dann häufig fast rechteckig (Erythronium, Tricyrtis hirta, Tulipa). Wellig verzahnte, äußere Epidermiszellen gibt es fast nur bei den Gattungen mit großen, geflügelten und mehr oder weniger kampylotropen Samen, aber auch da nicht überall.

Bei einigen Gattungen und Artengruppen sind die antiklinen Wände der Außenepidermis einigermaßen gleichförmig buchtig verzahnt, so bei Fritillaria (ausgenommen F. imperialis), den meisten Lilien und Rhinopetalum. Nur schwach gebuchtete Zellgrenzen fand ich bei Lilium regale und Korolkowia, sowie andeutungsweise buchtige bei Gagea Untergattung Hornungia, die als einzige kleinsamige Sippe hier erwähnt werden kann.

Eigentümlich sind Cardiocrinum giganteum und Nomocharis farreri wegen den nur auf den Flügeln verzahnten, antiklinen Wänden der äußeren Epidermis; über dem

Endospermkörper sind die Zellgrenzen dagegen fast gerade. Am deutlichsten ist die Differenzierung bei Cardiocrinum. Hier sind außerdem nur die tangentialen, nicht aber die radialen, antiklinen Wände buchtig verzahnt. Das ist im Grunde auch bei Nomocharis der Fall, aber nicht so ausgeprägt.

Das I. I. ist fast immer stark zusammengedrückt. Die Zellstruktur bleibt gewöhnlich wenigstens annähernd gewahrt, doch verlieren die Zellen in der Regel ihren Plasmainhalt. Sehr vereinzelt bleibt dieser in Form von fein granulösen Massen erhalten, am ausgiebigsten bei Nomocharis farreri, die von allen untersuchten Arten dieses Formenkreises das am wenigsten degenerierte I. I. aufweist. Bei der Mehrzahl der Gattungen besteht das I. I. aus sehr dünnwandigen, abgeflachten, leer erscheinenden Zellen oder es kollabiert vollständig und die Lumina ihrer Zellen erscheinen auf dem Querschnitt nur noch als haarfeine Spalten. Nicht selten lassen sich beide Möglichkeiten an ein und demselben Samen beobachten, die eine auf der Schmalseite, die andere auf den Flächen.

Von den eigentlichen Liliaceen weicht Tricyrtis durch ihr viel stärker zerdrücktes und degeneriertes I. I. ab. Ähnlich den Alstroemeriaceen und vielen asparagoiden Liliifloren verliert sich seine Zellgliederung vollkommen. Unabhängig vom Erhaltungszustand der Zellen ist das I. I. bei Tricyrtis wie den eigentlichen Liliaceen ohne Ausnahme farblos.

Das Endosperm besteht bei den tereten Samen aus isodiametrischen oder gegen die Peripherie hin leicht radial gestreckten Zellen, in der Samenachse häufig auch aus längs gestreckten; bei den zusammengedrückten Samen besteht es entweder ebenfalls aus isodiametrischen, häufiger jedoch aus wie der ganze Same abgeflachten Zellen. Die Gestalt der Endospermzellen wird demnach weitgehend von der Samenform bestimmt, das Ausmaß der Wandverdickung dieser Zellen, also die Speicherung von Reservezellulose, dagegen gewöhnlich nicht. Hierin liegt ein bedeutender Unterschied gegenüber den asparagoiden Liliifloren, bei denen die Komplanation der Samen fast zwangsläufig den Verlust der Reservezellulose im Endosperm nach sich zieht. Bei den Liliaceen im engeren Sinn sind die Wände der Endospermzellen stets etwas verdickt und getüpfelt. Ihre Mächtigkeit beträgt 6 - 20 μ. Die Tüpfel sind namentlich bei den flachen Samen in Größe und Häufigkeit recht verschieden. Der Durchmesser der kleineren, meist kreisrunden, liegt bei 3 - 6 μ, die

größeren, häufig rundlich elliptischen, werden je nach der Art 8 - 20 μ breit. Auch die antiklinen Wände der peripheren Endospermschicht sind meist getüpfelt.

Die zwei untersuchten Tricyrtis - Arten unterscheiden sich in ihrem Endosperm deutlich von den eigentlichen Liliaceen. Bei ihnen sind die Zellwände nur geringfügig (2 - 4 μ) verdickt und ungetüpfelt.

Abgesehen von der Reservezellulose speichert das Endosperm Aleuron und Ölplasma. Nicht gerade selten finden sich außerdem einzelne bis zahlreiche Stärkekörner im Endosperm; allerdings deutet das Vorkommen von Stärke im Endosperm in diesem Formenkreis auf mangelhaft ausgereifte Samen hin. Ob diese Deutung bei Tricyrtis und den Liliaceen i. e. S. durchwegs zutrifft, bleibt noch zu untersuchen.

Gagea Untergattung Hornungia, Lilium, Nomocharis und Tulipa führen einen wohlentwickelten, walzenförmigen, häufig ein wenig abgeflachten Embryo, der die Länge des Endosperms gut zur Hälfte bis fast ganz erreicht. Sofern seine Länge merklich unter der des Endosperms liegt, ist er gerade oder fast gerade, kommt sie dagegen der des Endosperms nahe, was beispielsweise bei den zu Kampylotropie neigenden Samen von Lilium regale und Nomocharis farreri der Fall ist, dann krümmt sich das Keimblatt etwas gegen die Chalaza hin.

Die meisten Gattungen besitzen indessen einen sehr wenig gegliederten, eiförmigen oder ellipsoidischen Embryo, der ein Fünftel bis ein Zwölftel der Endospermlänge einnimmt. Diese Gattungen sind im einzelnen Cardiocrinum, Erythronium (Abb. 3), Fritillaria, Gagea Untergattung Gagea, Korolkowia, Notholirion, Rhinopetalum und Tricyrtis. Der Embryo ist hier nur 0,15 bis knapp 1 mm lang, ausgenommen Fritillaria imperialis und Korolkowia sewerzowii, die in ihren besonders großen Samen einen bis 2 mm langen Zwergembryo führen.

Die einzige, mir bekannte Liliacee mit teils gut, teils wenig differenziertem Embryo ist Lloydia serotina. Nach GRAEBNER in KIRCHNER, LOEW und SCHROETER (1934) führen die Samen einen winzigen, nicht einmal 1 mm langen Embryo, der kaum ein Fünftel der Länge des Endosperms erreicht, während die von mir untersuchten Samen einen verhält-

nismäßig ansehnlichen Embryo enthielten, der 3/5 der Endospermlänge einnahm. Vermutlich hat GRAEBNER seine Beobachtungen an Samen aus dem Alpengebiet gemacht; die von mir untersuchten stammen aus Ostsibirien.

Verwandtschaftsverhältnisse. Unter den colchicoiden Liliifloren sind die Gattungen um Gagea, Lilium und Tulipa durch die folgenden Merkmale ausgezeichnet:

(a) Durchwegs Zwiebelpflanzen mit bifazialen, selten röhrigen, niemals reitenden Blättern.

(b) Tepalen frei, weder untereinander, noch mit dem Fruchtknoten verwachsen.

(c) Antheren intrors.

(d) Kapseln fachspaltig.

(e) Samen nie kugelig, häufig abgeflacht und zu Kampylotropie neigend.

(f) Die äußeren Epidermiszellen des Ä. I. gewöhnlich nicht längs gestreckt, aber manchmal buchtig verzahnt.

(g) Zellwände der Innenepidermis des I. I. nicht oder nur schwach verholzt, nie stärker als die der übrigen Zellen; dagegen kommt es in der Außenepidermis häufig zu einer kräftigen Verholzung.

(h) I. I. farblos.

(i) Endosperm in der Regel stärkefrei.

(k) Das Keimblatt bildet nicht wie bei den meisten Colchicaceen und Iridaceen bei der Keimung ein koleoptilartiges Knie.

Dazu kommen noch einige gametophytische Merkmale, wie

(l) die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle,

(m) das Fehlen einer Deckzelle,

(n) die Bildung des Embryosacks nach dem Fritillaria-Typus sowie

(o) das nukleäre Endosperm.

(p) Außerdem beträgt die haploide Chromosomenzahl bei allen Arten n = 12.

(q) Im Gegensatz zu den meisten Liliifloren fehlt Chelidonsäure (RAMSTADT 1953) und das Calciumoxalat wird niemals in Form von Raphiden abgelagert.

Alkaloide kommen in einigen Genera vor, am häufigsten wohl bei Fritillaria (ASLANOV und SADYKOV 1956). GESSNER (1953) gibt auch Tulipa als alkaloidhaltig an.

Sofern es unter den Liliifloren überhaupt so etwas wie natürliche Familien gibt, dann bildet diese Gattungsgruppe eine solche. Die Liliaceen im strengen Sinn haben sich in einigen Merkmalen konvergent zu manchen asparagoiden Liliifloren entwickelt und aus dem Besitz von Zwiebeln, traubigen Blütenständen, introrsen Antheren und fachspaltigen Kapseln haben die älteren Autoren wiederholt eine Affinität zu den Scilleen abgeleitet, die indessen sicher nicht besteht. Ebensowenig hat Gagea mit den "Allioideen" zu tun, wie bereits STENAR (1927) und SCHNARF (1948) ausgeführt haben.

Von den zwiebeltragenden, asparagoiden Liliifloren unterscheiden sich die eigentlichen Liliaceen außer durch den schon erwähnten Bildungsmodus des Embryosacks und das Fehlen von Chelidonsäure wie auch von Raphiden durch:

(a) die hypopeltaten Staubblätter (neben impeltaten). Hierin verhalten sie sich wie die Colchicaceen und stehen im Gegensatz zu den ganzen asparagoiden Liliifloren, denn sofern sich bei diesen schildförmige Stamina finden, sind diese epipeltat (SCHAEPPI 1939).

(b) Die niemals in die Septen des Fruchtknotens eingelagerten Nektarien; gewöhnlich befindet sich am Grund der Tepalen eine den Nektar sezernierende und bergende Vertiefung, sofern es sich nicht wie bei den Tulpen um reine Pollenblumen handelt.

(c) Die Samenschale führt mehr oder weniger reichlich Phlobaphene; sie ist nie von Phytomelan inkrustiert und deshalb auch nie schwarz.

Diese drei Merkmale kennzeichnen über die Liliaceen hinaus die ganzen colchicoiden Liliifloren mit Ausnahme von einigen Endgliedern, bei denen der Nektar an der Außenseite des Fruchtknotens (Tofieldia) oder wie bei den Ixieen von regelrechten Septalnektarien sezerniert wird.

Über Medeola sind die eigentlichen Liliaceen mit den

dioscoreoiden Liliifloren verbunden, genau genommen mit den Trilliaceen; über Tricyrtis mit Uvularia und den anderen Colchicaceen und über Calochortus mit den Melanthiaceen.

Medeola, die sich einerseits durch ihr knolliges Rhizom, die netzaderigen Laubblätter, die freien Styluli und die Beerenfrüchte den Parideen nähert, stimmt mit den Liliaceen durch die fast gleichen Tepalen, das Fehlen eines Funiculus und von Raphiden (wenigstens im Ä. I.) sowie allen wesentlichen, gametophytischen Merkmalen überein, die Bildungsweise des Embryosacks nicht ausgenommen (BERG 1962). Die bei den Parideen allgemein verbreitete, wirtelige Raffung der Laubblätter kommt auch bei den eigentlichen Liliaceen nicht selten vor. Bemerkenswert sind ferner die beiden Längsrippen oder Flügel auf dem Rücken der Karpelle von Fritillaria imperialis und manchen Trillium-Arten.

Ganz andere Merkmale verbinden Tricyrtis mit den Liliaceen i. e. S. Ihrer unverdickten, kriechenden Grundachse und den zum Teil noch aus den Achseln von Laubblättern entspringenden Blüten oder Blütenständen wegen gehört sie zu den ursprünglichsten Gattungen der colchicoiden Liliifloren. Sie erinnert dadurch an Uvularia, mit der sie außerdem durch die impeltaten Staubblätter mit extrorsen Antheren und die bei Tricyrtis hirta fein verholzte, nicht kollabierte Innenepidermis des Ä. I. übereinstimmt. Im Gegensatz zu Uvularia wie den eigentlichen Liliaceen besitzt Tricyrtis septicide Kapseln, ein vollständig degeneriertes I. I., das keine Zellstruktur mehr aufweist und ein ungetüpfeltes Endosperm. Der Embryosack entsteht, wie bei allen colchicoiden Liliifloren, die Liliaceen i. e. S. ausgenommen, nach dem Normaltypus. Für einen engen, verwandtschaftlichen Zusammenhang mit den eigentlichen Liliaceen sprechen neben dem Fehlen von Alkaloiden (MOZA, POTĚŠILOVÁ und ŠANTAVÝ 1962),von Chelidonsäure und von Raphiden, vornehmlich die zusammengedrückten Samen, die wenigstens bei Tricyrtis hirta quer zur Samenachse gestreckten, äußeren Epidermiszellen des Ä. I. und das farblose I. I.

Calochortus, Tofieldia und die Gattungen um Veratrum. Ganz im Gegensatz zu den in vieler Hinsicht recht einheitlichen Liliaceen i. e. S. zeigen die folgenden Gattungsgruppen in fast allen Organbezirken eine beträchtliche

Vielfalt. Die nahe Verwandtschaft der einzelnen Triben untereinander ist trotzdem kaum zweifelhaft; sie wird auch durch die Samenmerkmale unterstrichen.

S a m e n m e r k m a l e. Wie schon bei den eigentlichen Liliaceen sind die nicht kugeligen Samen ein gemeinsames Merkmal der hierher gehörigen Gattungen, aber während die der Liliaceen i. e. S. eine ausgesprochene Neigung zur Kampylotropie haben, sind die Samen der Gattungen um C a l o c h o r t u s, T o f i e l d i a und V e r a t r u m streng anatrop. Die Deformation kann einerseits zu flach scheibenförmigen, andrerseits zu länglich ellipsoidischen Samen führen.

(a) Das eine ist bei C a l o c h o r t u s der Fall. Wie bei den flachsamigen Liliaceen i. e. S. ist auch hier der Endospermkörper stark abgeplattet, aber im Gegensatz zu diesen liegen die Samen in den Fruchtfächern nicht fast waagrecht, sondern sie sind schräg ansteigend (Frucht- und Samenachse schließen einen spitzen, nicht wie bei den Liliaceen i. e. S. einen fast rechten Winkel ein). Die im Umriß eiförmig lanzettlichen bis fast kreisrunden Samen sind 3,5 - 5 mm lang, 2 - 4 mm breit, aber nur 0,3 - 1 mm dick. Die Breite des Endospermkörpers beträgt stets ein Mehrfaches von seiner Dicke.

(b) Bei allen übrigen Gattungen sind die Samen länglich ellipsoidisch, aber nicht oder nur mit Rücksicht auf das Ä. I. abgeflacht, während der Samenkörper, also das vom I. I. behüllte Endosperm von der Verformung wenig oder nicht berührt wird. Sein Querschnitt ist demnach meist kreisrund, seltener eiförmig oder rundlich deltoid. Die Samen von A l e t r i s tragen ungefähr 13 feine Längsrippen; sonst ist der Querschnitt in der Regel ziemlich glatt. Die Länge des Samenkörpers beträgt das zwei- bis fünffache von seinem Durchmesser. Die Samen sind in den Fruchtfächern durchwegs noch steiler aufgerichtet als bei C a l o c h o r t u s und häufig stehen sie senkrecht. Die Samengröße ist für die einzelnen Gattungen oder Gattungsgruppen recht bezeichnend. Die Länge des Samenkörpers beträgt

(aa) bei den ganzen Melanthieen (untersuchte Gattungen: M e l a n t h i u m, S a b a d i l l a, S t e n a n t h i u m, V e r a t r u m und Z y g a d e n u s) sowie bei X e r o p h y l l u m 2,7 - 5 mm;

(bb) bei Helonias und Narthecium 1,2 - 2 mm und

(cc) bei Aletris und Tofieldia 0,5 bis höchstens 1 mm.

Infolge der oft stark ausgeprägten Flügelbildungen oder der terminalen Anhängsel übertrifft die Gesamtlänge der Samen die des Samenkörpers zum Teil erheblich.

Einen breiten, den Samenkörper ringförmig umziehenden Flügelsaum gibt es bei Melanthium und Veratrum; dabei ist regelmäßig der Flügel auf der Raphenseite breiter als gegenüber und am Chalazaende weiter vorgezogen als am Mikropylende. Ringsum schmal geflügelte Samen finden sich auch bei Calochortus macrocarpus; andere Arten aus dieser Gattung besitzen flügellose oder nur andeutungsweise geflügelten Samen.

Die ungeflügelten Samen sind in dieser Tribusgruppe zumeist am Chalazaende oder beidendig in ein längliches, kegelförmiges oder pfriemliches Anhängsel ausgezogen. Nur bei Aletris, Tofieldia calyculata und T. pusilla fehlen Flügel und Anhängsel. Die Anhängsel gehen aus dem Ä.I. und dem peripheren Chalazagewebe hervor, das histologisch mit dem Ä.I. weitgehend übereinstimmt.

Die Samen von Xerophyllum tenax und Zygadenus elegans tragen nur am Chalazaende ein Anhängsel. Das ist bei der ersten Art ganz rudimentär, breit dreieckig und mehrmals kürzer als der Samenkörper; bei der anderen ist es dagegen länglich kegelförmig und ungefähr halb so lang wie dieser.

Sonst führen die Samen an beiden Enden ein Anhängsel, wobei das chalazale gewöhnlich länger ist als das mikropyläre. Ziemlich kurze, breit abgerundete oder kegelförmig zugespitzte Anhängsel, von denen das größere höchstens ein Drittel der Länge des Samenkörpers erreicht, finden sich bei Sabadilla und Stenanthium (Stenanthella) occidentale. Ähnlich breite Fortsätze, kaum schmäler als der Samenkörper, gibt es bei Helonias, doch sind sie hier halb bis fast ebenso lang wie dieser. In schlanke, pfriemliche bis fadenförmige Schwänze sind die Samen von Narthecium (Abb. 28) und Tofieldia glutinosa ausgezogen. Die Samenschwänze von Narthecium ossifragum sind gerade und fast gleich



Abb. 28: Längsschnitt durch einen Samen von Narthecium ossifragum. 12 mal vergrößert.

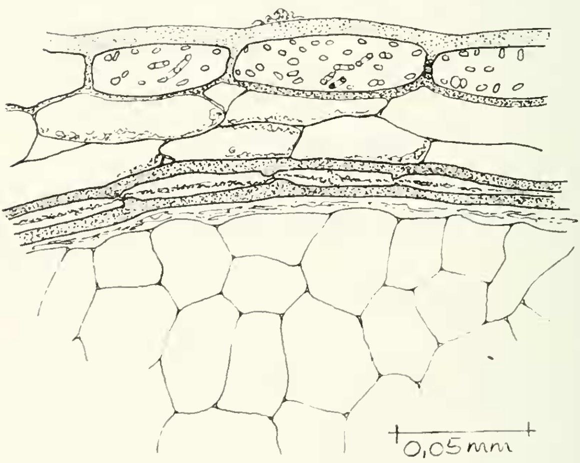


Abb. 29: Samenschale und angrenzendes Endosperm von Melanthium virginicum. Die antiklinen Wände der äußeren Epidermiszellen des Ä.I. sind getüpfelt.

lang; sie übertreffen die Länge des Samenkörpers um das zwei- bis vierfache. *Tofieldia glutinosa* ist dagegen durch ganz ungleiche Samenfortsätze ausgezeichnet, von denen der mikropyläre gerade ist und etwas kürzer als der Samenkörper, während der chalazale ungefähr zwei- bis viermal so lang wie dieser und wie der arabische Buchstabe ر stark gebogen ist. Es ist kaum zu glauben, daß diese Art in die gleiche Gattung gehören soll wie *Tofieldia calyculata*. Die Anhängsel bestehen durchwegs aus luftgefüllten, scheinbar leeren Zellen; sie sind niemals in Eläosomen umgewandelt.

Von der Raphe und der Ansatzstelle der Anhängsel und Flügel abgesehen, ist das Ä.I. ziemlich wenig-, nicht selten (*Helonias*, *Narthecium*, *Tofieldia*) nur zweischichtig.

Die Außenepidermis ist von den inneren Zellschichten durchwegs scharf unterschieden (Abb. 29). Von außen gesehen sind ihre Zellen teils isodiametrisch (*Melanthium* und *Veratrum*), teils quer- oder längs gestreckt. Das eine ist nur bei *Calochortus* der Fall, bei dem, wenigstens auf den Flächen, die Epidermiszellen regelmäßig zwei- bis viermal so breit wie lang sind; nur gegen die Schmalseiten hin herrschen häufig nicht gestreckte Zellen vor. Die übrigen untersuchten Gattungen (*Aletris*, *Helonias*, *Narthecium*, *Sabadilla*, *Stenanthium*, *Tofieldia*, *Xerophyllum*, *Zygadenus*) sind durch meist schmal linealische, längs gestreckte, äußere Epidermiszellen ausgezeichnet. Verhältnismäßig gering ist die Streckung der Zellen bei *Sabadilla*, am stärksten bei *Narthecium*.

Die antiklinen Wände der äußeren Epidermiszellen sind in der Regel gerade oder vereinzelt etwas geschwungen, aber nicht eigentlich buchtig verzahnt.

Die äußere Epidermis besteht

(a) bei den verhältnismäßig großsamigen Gattungen *Calochortus*, *Melanthium*, *Sabadilla*, *Stenanthium*, *Veratrum*, *Xerophyllum* und *Zygadenus* sowie bei *Narthecium*, das in die kleinsamige Gruppe gehört, ausnahmslos aus gut erhaltenen, nicht kollabierten Zellen mit geräumigen, scheinbar leeren Lumina. Außen- und Radialwände, seltener (*Melanthium*) auch die Innenwand sind ein wenig bis stark

verdickt, wobei die antiklinen Wände stets rundliche, elliptische oder schlitzförmige Tüpfel tragen (Abb. 29). Bei diesen Gattungen sind die Zellwände der Außenepidermis durchwegs verholzt, wenngleich in verschiedenem Ausmaß. Meist ist die Verholzung zwar nur gering, aber gewöhnlich erstreckt sie sich auf alle Wände der Epidermiszellen. Nicht selten ist die Außenwand kräftiger verholzt als die übrigen Wände. Allseitig breit verholzt sind sie bei Melanthium, während sich bei Xerophyllum tenax die Verholzung auf die Außenwand beschränkt und auch da nur schwach ist.

(b) Abweichend verhalten sich die kleinsamigen Gattungen Aletris, Helonias und Tofieldia. Bei allen dreien kollabiert die Außenepidermis, entweder insgesamt (Aletris) oder nur, soweit die Testa dem Samenkörper dicht aufliegt, wie bei Helonias und Tofieldia. Bei diesen zwei Gattungen sind die äußeren Epidermiszellen auf den Anhängseln, beziehungsweise (Tofieldia) im Chalazagebiet wie bei der ersten Gruppe nicht zusammengedrückt, scheinbar leer und ihre Wände sind kräftig verholzt; die antiklinen Wände tragen in diesem Fall übrigens große Tüpfel. Die kollabierte Epidermis ist farblos (Aletris, Tofieldia) oder führt dünne rotbraune Plasmareste (Helonias) und ist unverholzt oder wie bei Aletris etwas verholzt.

Ganz eigentümlich ist die Außenepidermis der untersuchten Calochortus-Arten, denn bei diesen greift die Tüpfelung der Radialwände meist auch auf die Außenwand über, die außerdem regelmäßig je ein im Vergleich zu den Tüpfeln sehr großes, kreisrundes oder rundlich elliptisches Fenster von 0,02 - 0,03 mm Durchmesser aufweist, das, von keiner Membran verschlossen, eine beschleunigte Wasseraufnahme der Samenschale gestattet.

Bei Calochortus venustus, aber nicht den anderen untersuchten Arten der Gattung führen unregelmäßig einzelne Zellen der Außenepidermis Stärkekörner; sonst fehlt bei dieser Tribusgruppe im Ä. I. der reifen Samen Stärke.

Von der äußeren Epidermis abgesehen, setzt sich das Ä. I., das auch die Flügel und Anhängsel bildet, aus isodiametrischen bis stark abgeflachten, bisweilen sogar kollabierten, aber zumeist scheinbar leeren, schwach tingierten bis fast farblosen,

seltener (Sabadilla) rotbraune Plasmareste führenden Zellen mit dünnen und gelegentlich ein wenig verholzten Wänden. Bei Zygadenus finden sich in einzelnen Zellen der mittleren Zellschichten Raphidenbündel aus Calciumoxalat. Vollständig kollabiert ist das Ä.I. von Aletris sowie von Helonias, wenigstens soweit es dem Samenkörper dicht anliegt (Anhängsel und Raphe ausgenommen). Bei Aletris ist es bis auf die farblose Außenepidermis gelblich gefärbt. In keinem Fall ist die Innenepidermis vor den übrigen Schichten ausgezeichnet, weder durch einen besseren Erhaltungszustand ihrer Zellen, noch durch Verholzung oder den Besitz von Ölplasma.

Bemerkenswerte Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen oder Triben ergeben sich aus Struktur und Färbung des I.I. Dieses setzt sich

(a) bei Calochortus und Narthecium aus stark abgeplatteten, aber an sich verhältnismäßig gut erhaltenen Zellen mit schwach verdickten Wänden zusammen. Ihr rudimentärer Plasmainhalt führt einen leuchtend zitronengelben, wasserlöslichen Farbstoff, der auch die Wände tingiert.

(b) Stärker pflegt das I.I. bei Melanthium (Abb. 29), Sabadilla, Stenanthium, Veratrum und Zygadenus zu degenerieren. Zwar lassen sich seine Zellwände in der Regel noch erkennen, doch sind sie extrem dünn und stellenweise fallen sie auch zusammen. Der oben erwähnte Farbstoff ist in der Regel gleichfalls vorhanden, aber weniger reichlich und manchmal erscheint das I.I. fast farblos.

(c) Unter weitgehenden oder völligem Verlust seiner Zellgrenzen degeneriert das I.I. von Helonias, Tofieldia und Xerophyllum tenax. Bei Helonias führt es, wie bei den meisten vorangehenden Gattungen, einen wasserlöslichen, gelben Farbstoff, bei den zwei anderen wird es dagegen von einem dunkelgelben bis rotbraunen Pigment imprägniert, das sich nicht in Wasser löst.

(d) Ein ganz abweichendes I.I. kennzeichnet die Gattung Aletris. Zwar sind, wie bei Tofieldia, beide Schichten kräftig rotbraun gefärbt, jedoch sind, zum Unterschied

von allen anderen Gattungen dieser Tribusgruppe, erstens die Schichten ungleich mächtig (dis äußere ist viel dicker als die innere) und zweitens die Zellen der Außenschicht deutlich längs gestreckt, während die Innenschicht keine Zellgrenzen mehr erkennen läßt.

Im Gegensatz zu den eigentlichen Liliaceen, bei denen in der Regel der Phlobaphengehalt des Ä.I. die Samenfarbe bedingt, ist das Ä.I. in dieser Tribusgruppe meist nur schwach gefärbt bis farblos, und die Farbe der reifen Samen entspricht der des I.I. Nur Sabadilla besitzt durch das Phlobaphenreiche Ä.I. dunkelbraun gefärbte Samen.

Das Endosperm speichert in erster Linie Aleuron und fette Öle, die Reservezellulose tritt dagegen, zum Unterschied von den nächstverwandten Liliaceen i. e. S., an Bedeutung zurück; nicht selten finden sich Stärkespuren. Bei den meisten Gattungen setzt sich das Endosperm vollständig oder überwiegend aus isodiametrischen Zellen zusammen (Abb. 29), bei Calochortus in Übereinstimmung mit der Samenform auch aus abgeflachten. Seltener (Sabadilla, Zygadenus venenosus) sind die Zellen der mittleren Endospermschichten mehr oder weniger kräftig radial gestreckt, die peripheren dagegen nicht oder viel schwächer.

Infolge der geringen Wandverdickung ist auch die Tüpfelung meist nur schwach entwickelt. Bei den kleinsamigen Gattungen sowie Xerophyllum tenax fehlt davon jede Spur, während die meisten großsamigen unscharf begrenzte, querelliptische bis schlitzförmige Tüpfel aufweisen, die gewöhnlich die ganze Wandbreite einnehmen und nur durch schmale Stege getrennt sind. Verhältnismäßig kräftige Zellwände gibt es einerseits bei Sabadilla, die sich durch ihre sehr breiten, den Großteil der Wände bedeckenden Tüpfel und die ungetüpfelten, antiklinen Wände der peripheren Zellschicht als eine echte Melanthiee ausweist, sowie Calochortus mit ziemlich kleinen, scharf begrenzten, meist kreisrunden Tüpfeln, deren Durchmesser kleiner ist als die Abstände zwischen ihnen und die nach Art vieler Liliaceen i. e. S. auch häufig auf die antiklinen Wände der peripheren Endospermschicht übergreifen.

Das Endosperm der Melanthieen (Melanthium, Sabadilla, Stenanthium, Veratrum, Zygadenus) führt in den inneren Schichten gewöhnlich ein wenig Stärke in Form rundlicher Körner von 2 - 3 μ Durchmesser, doch finden

sich solche selbst in den zentralen Partien längst nicht in allen Zellen und die peripheren Schichten bleiben regelmäßig davon frei. Ähnliche, stärkeartige Körner gibt es außerdem bei Aletris und hier in sämtlichen Endospermzellen, die periphere und die dem Embryo anliegende Zellschicht ausgenommen. Zu einer Verminderung des Lipoidgehalts als Folge der Stärkespeicherung kommt es bei keiner von den hierher gehörigen Gattungen. Bei den übrigen, kleinsamigen Genera, wie auch bei Calochortus und Xerophyllum fand ich keine Stärkespuren im Endosperm.

Noch häufiger als bei den Liliaceen i. e. S. finden sich in dieser Tribusgruppe länglich eiförmige bis kugelige Zwergembryonen, die nur ein Siebtel bis höchstens ein Viertel der Endospermlänge einnehmen (Beispiele: Aletris, Helonias, Melanthium, Narthecium, Tofieldia calyculata und T. pusilla, die meisten Veratrum-Arten und Xerophyllum tenax).

Ausnahmen machen die meisten Calochortus- und einige Zygadenus-Arten sowie Tofieldia glutinosa; bei den zwei erstgenannten kann der gerade, schlank zylindrische Embryo die halbe bis fast die ganze Länge des Endosperms einnehmen, bei der zuletzt genannten Art erreicht er 2/3 der Endospermlänge. Zwischen diesen Extremen vermitteln Sabadilla, Stenanthium sowie einige Arten von Veratrum und Zygadenus.

Verwandtschaftsverhältnisse. In dieser Tribusgruppe nimmt Calochortus eine Sonderstellung ein. Von den übrigen hierher gerechneten Gattungen weicht sie ab durch:

(a) Den Besitz von echten Zwiebeln, das heißt, Zwiebeln, die zum Teil aus Nährblättern bestehen, und zwar sind, wie bei Tulipa, zwei Nährblätter und ein Niederblatt-artiges Grundblatt vorhanden.

(b) Das Fehlen von Raphiden.

(c) Das Fehlen von Chelidonsäure (RAMSTADT 1953).

(d) Das Fehlen eines Funiculus.

(e) Die scheibenförmigen Samen.

(f) Die quer gestreckten äußeren Epidermiszellen des Ä. I.

(g) Die scharf begrenzten und verhältnismäßig kleinen, meist kreisrunden Tüpfeln der Endospermzellen. Daß nach MELCHIOR in ENGLER (1964) bei Calochortus das Endosperm fehlen soll, ist wohl ein lapsus calami.

(h) Außerdem wird bei Calochortus keine Deckzelle abgegliedert und

(i) das Endosperm entsteht nach BERG (1960) nukleär.

Alle diese Merkmale, die sich leicht noch um einige weitere vermehren lassen, wie beispielsweise die Insertion der Antheren auf den Filamenten, die an Tulipa erinnert, beweisen einen nahen verwandtschaftlichen Zusammenhang mit den eigentlichen Liliaceen, zu denen Calochortus auch von den meisten Autoren gerechnet wird. Trotzdem halte ich die Unterbringung dieser Gattung bei den Liliaceen i. e. S. für verfehlt, denn sie vernachlässigt die nicht minder tiefgreifenden Unterschiede. Davon sind die wichtigsten:

(a) Das Vorkommen von Alkaloiden (von VOLK und mir reichlich in den Samen von Calochortus macrocarpus aufgefunden). Ob diese mit den Veratrum-Alkaloiden chemisch verwandt sind, bleibt zu untersuchen.

(b) Die verbreitete Tendenz zu kelchartiger Ausbildung des äußeren Perigonkreises; dieses Merkmal gemahnt an die Parideen, vor allem an Trillium.

(c) Wie die Melanthieen besitzt auch Calochortus septicide Kapseln.

(d) Obwohl die Samen abgeplattet sind, führen sie eine in der Aufsicht isodiametrische Chalazascheibe.

(e) Im Gegensatz zu den meisten Liliaceen i. e. S. ist das Ä. I. fast farblos und Phlobaphen-frei.

(f) Im Gegensatz zu beinahe allen, eigentlichen Liliaceen (Ausnahmen bei Gagea Untergattung Hornungia) sind die antiklinen Wände der Außenepidermis des Ä. I. getüpfelt.

(g) Das häufig einen wasserlöslichen, gelben Farbstoff führende I. I. stimmt viel besser mit dem von Narthecium als jenem der Liliaceen i. e. S. überein.

(h) Der Embryosack bildet sich nach dem Normaltypus (CAVE 1941).

(i) Auch in seinen Chromosomenzahlen weicht Calochortus von den in diesem Merkmal bemerkenswert einförmigen Liliaceen i. e. S. ab.

Demnach verbindet Calochortus die Liliaceen im engeren Sinn mit den Melanthieen und ihren Verwandten. Außerdem bestehen Anklänge an Scoliopus, doch ist mir ein endgültiges Urteil über dessen Stellung nicht möglich, solange ich davon keine reifen Samen gesehen habe. Immerhin stimmt Scoliopus durch die ungleiche Ausbildung der Perigonkreise, das Fehlen einer Deckzelle, den sich nach dem Normaltypus entwickelnden Embryosack und das nukleäre Endosperm sowie die wenigstens im Ä. I. fehlenden Raphiden mit Calochortus überein (BERG 1962). Andrerseits erinnert Scoliopus

(a) durch den Besitz eines Funiculus (ein solcher fehlt den anderen Parideen),

(b) die wie bei Paris und Trillium im Querschnitt rundlichen Samen und

(c) die wie wohl bei allen Trilliaceen aus farblosen, längs gestreckten Zellen bestehende Außenepidermis des Ä. I.

an die Melanthieen, die zwar durch die Abgliederung einer Deckzelle von Scoliopus abweichen, aber hierin mit Paris und Trillium übereinstimmen und bei denen sich das Endosperm wie bei Trillium helobial bildet. Auch die reduzierte Speicherung von Reservezellulose und das Vorkommen von Stärke im Endosperm nähert die Trilliaceen den Melanthieen. Die scheindoldigen Blütenstände, parakarpen Beerenfrüchte und aus dem Hilum entspringenden Eläosomen trennen Scoliopus sowohl von Calochortus, den eigentlichen Liliaceen, sowie den Melanthieen und versetzen ihn wieder in die Nähe der Trilliaceen zurück.

Von Calochortus abgesehen, stimmen die Mitglieder dieser Tribusgruppe in vielen Merkmalen miteinander überein.

(a) Sie führen durchwegs eine schopfig beblätterte, manchmal knollige Grundachse (Helonias, Veratrum). Die Blattrosette ähnelt mitunter einer Zwiebel, aber da als Speicherorgane entwickelte Blätter fehlen, handelt es sich nicht um eine solche.

(b) Die Blütenstände sind einfache oder ästige Thyrsen oder sind zu Trauben rückgebildet.

(c) Die Staubblätter sind allermeist impeltat.

(d) Die Samen sind bei meist rundlichem, zumindest isodiametrischem Querschnitt stets längs gestreckt und streng anatrop.

(e) Wie schon für Calochortus angegeben, neigt das Ä. I. zu Farblosigkeit;

(f) seine Außenepidermis ist, soweit sie nicht kollabiert, mehr oder weniger deutlich verholzt und

(g) ihre antiklinen Wände sind in diesem Fall getüpfelt.

(h) Die Farbe der reifen Samen wird meist durch das gelbliche oder mitunter rotbraune I. I. bestimmt.

(i) Die Reservezellulose tritt im Endosperm zurück; dagegen ist Stärke daselbst weiter verbreitet als bei den anderen, colchicoiden Liliifloren.

(k) Die primäre Archesporzelle gliedert regelmäßig eine Deckzelle ab.

(l) Der Embryosack bildet sich nach dem Normaltypus und

(m) das Endosperm helobial.

In einigen Merkmalen sind diese Gattungen, die man als Melanthiaceen zusammenfassen kann, ursprünglicher als viele von ihren Verwandten; das äußert sich in den impeltaten Antheren, der veränderlichen Dehiszenz von Antheren und Früchten, dem Besitz einer Deckzelle und der Bildungsweise des Embryosacks sowie dem verbreiteten Vorkommen von Calciumoxalat-Raphiden (allerdings fehlen solche bei Tofieldia), von Chelidonsäure (RAMSTADT 1953) und von stereoiden Saponinen, wenigstens bei den kleinsamigen Gattungen.

Ein primitives Merkmal sind weiterhin die häufig freien Styluli, kaum dagegen der halbapokarpe Fruchtknoten von Tofieldia. Diese Gattung gehört nämlich, wie sich gleich herausstellen wird, zu den am stärksten abgeleiteten colchicoiden Liliifloren und die unvollständige Verwachsung ihrer Karpelle scheint eine Reduktionserscheinung zu sein.

Im ganzen umfaßt diese Familie trotz der erwähnten konservativen Merkmale doch eher abgeleitete Formen. Freilich sind von ihren ziemlich zahlreichen Neuerungen nur ganz wenige in allen Gattungen verwirklicht, wie beispielsweise die schon erwähnte Reduktion der Reservezellulose im Endosperm. Weitere Progressionen zeigen sich

(a) im Vorkommen spezifischer Alkaloide bei den Melanthieen; nach HEGNAUER (1963) sind diese chemisch näher mit den Stereoidsaponinen verwandt als mit den echten Alkaloiden;

(b) in den reitenden Blättern von Narthecium, Tofieldia und anderen;

(c) im Fehlen von Vorblättern bei Helonias und anderen Gattungen;

(d) in den eingeschlechtigen Blüten von Chamaelirium,

(e) den stark zygomorphen Blüten von Chionographis und

(f) der bei Aletris und Nietneria mit dem Fruchtknoten verwachsenen Blütenhülle;

(g) in den bei Tofieldia nicht wie bei den allermeisten colchicoiden Liliifloren am Grund der Tepalen stehenden, sondern in die Furchen des Fruchtknotens verlagerten Nektarien (SCHNIEWIND-THIES 1897);

(h) in den bei Pleea und Tofieldia mit zwei Sulculi und bei Chamaelirium und Chionographis mit vier Aperturen versehenen Pollen (ERDTMAN 1952);

(i) in den häufig feilspanförmigen Samen;

(k) in den Flügeln oder Anhängseln an den Samen sowie

(l) dem bei den kleinsamigen Gattungen meist auf zwei Zellschichten rückgebildeten Ä. I.

Die Pollenmutterzelle teilt sich regelmäßig sukzedan. Eine Ausnahme macht Tofieldia, die durch simultanen Teilungsmodus an die Iridaceen gemahnt. An diese Familie erinnern auch die reitenden Blätter von Tofieldia und die Abwanderung der Nektarien von Perigon auf dem Fruchtknoten.

Ein naher verwandtschaftlicher Zusammenhang zwischen ihnen ist aber von diesen Übereinstimmungen nicht abzuleiten. Viel eher gehört T o f i e l d i a in die Nähe von M e t a n a r t h e c i u m, N a r t h e c i u m, N i e t n e r i a und X e r o p h y l l u m, die wie sie in den Blattbündeln durch ein eigenartiges, von einem Sklerenchymstrang zweigeteiltes Phloem ausgezeichnet sind, während die Gattungen um H e l o n i a s sowie die Melanthieen einfache Siebteile führen (BUXBAUM 1925).

T o f i e l d i a ist ganz und gar nicht das Urbild einer primitiven Liliiflore, für das sie wegen ihrem halb apokarpen Fruchtknoten von fast allen Autoren gehalten wird. Die oben zusammengetragenen, progressiven Merkmale, von denen viele auf T o f i e l d i a entfallen, lassen sie eher als ein stark vereinfachtes Endglied dieser Familie erscheinen. Als erster hat übrigens SCHLITTLER (1955) die Primitivität von T o f i e l d i a in Frage gestellt.

An die kleinsamigen Vertreter dieser Familie (H e l o n i a s, N a r t h e c i u m, T o f i e l d i a) schließt sich in vieler Hinsicht A l e t r i s an. Allerdings ist in dieser Gattung das I. I. nicht nur wie bei T o f i e l d i a durch Phlobaphene rotbraun gefärbt, sondern es ist darüber hinaus auch in eine unscheinbare Außen- und eine mächtige Innenschicht differenziert, was bei den vergleichbaren Gattungen nicht vorkommt. Auch bedingen die antiklinen Wände der Innenschicht des I. I. auf den Samen Längsrippen. Ob das Phloem mit dem von T o f i e l d i a übereinstimmt, ist mir nicht bekannt. Von den verwandten Gattungen und wohl allen colchicoiden Liliifloren unterscheidet sich A l e t r i s durch das Vorkommen von kleinen Leitbündeln in der Stengelrinde (SCHARF 1892); die übrigen Stengelbündel neigen wie bei T o f i e l d i a zur Anordnung in zwei konzentrischen Kreisen.

Nach SCHARF (1892) erinnert A l e t r i s anatomisch stark an L o p h i o l a. Es hat sich der Gebrauch eingebürgert, dieses nordost-amerikanische Genus auf Grund seiner distichen, reitenden und teilweise auch stengelständigen Laubblätter, der dicht behaarten Infloreszenzen und Blüten sowie des unterwärts mit der Blütenhülle verwachsenen Fruchtknotens zu den Conostylideen zu rechnen. Ein endgültiges Urteil über die Verwandtschaftsverhältnisse von L o p h i o l a ist mir gegenwärtig nicht möglich, da ich weder ihre gametophytischen Merkmale noch ihre Samen kenne. Aber nach der Anordnung der Leitbündel in den Achsenorganen und der Behaarung der Infloreszenz steht

die Gattung *Aletris* näher als den Conostylideen, mit welchen sie sicher nichts zu tun hat, wie aus den auf Seite 495 zusammengetragenen Unterschieden hervorgeht.

Mit *Aletris* und den übrigen kleinsamigen Gattungen dieser Tribusgruppe scheint die saprophytische Gattung *Petrosavia* verwandt zu sein. Samen habe ich davon zwar keine gesehen, aber den Abbildungen nach erinnern sie an jene von *Aletris* und *Tofieldia*. Wie bei *Aletris* sind sie längsrippig und auch der zwergige, im Endosperm eingebettete Embryo wiederholt sich bei vielen Melanthiaceen. Dieses Merkmal verbietet es, verwandtschaftliche Zusammenhänge mit *Scheuchzeria* anzunehmen, wie sie HUTCHINSON (1934) vermutet. Der mehr oder weniger apokarpe Fruchtknoten dürfte, wie bei *Tofieldia*, eher ein degeneratives als ein ursprüngliches Merkmal bedeuten.

D. Die haemodoroiden Liliifloren

XVIII. Die Taccaceen

Von den Taccaceen schrieb LIMPRICHT (1928), wenige andere Pflanzenfamilien haben so vielfache Änderungen ihrer systematischen Stellung erfahren, wie diese. Die Schwierigkeit, diese Familie in ein natürliches System einzugliedern, liegt in ihrer intermediären Stellung zwischen den eigentlichen Liliifloren und den *Polycarpicae*. Insofern stimmt sie mit den Dioscoreaceen überein, mit denen sie MARTIUS (1835) für entfernt verwandt hielt. Den Zugang zum Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse dieser Zwischenformen verbauten sich namentlich jene Autoren, die bei den ein- wie den zweikeimblätterigen Angiospermen eine Höherentwicklung von anemophilen Formen mit eingeschlechtlichen, nackten oder von einem wenig gegliederten Perigon behüllten Blüten zu solchen mit entomophilen Zwitterblüten und einer reich gegliederten Blütenhülle postulierten. Auch die Epigynie dieser Familien erschwerte die Aufhellung ihrer Affinitäten. Ihr zufolge wurden Dioscoreaceen und Taccaceen meistens neben den Amaryllidaceen, Hypoxidaceen, Iridaceen und Velloziaceen unter die Endglieder der Liliifloren versetzt, während es sich bei ihnen viel eher um Vorläufer von diesen handelt.

Die Familie umfaßt zwei nahe verwandte Gattungen, *Schizocapsa* mit fachspaltigen Kapseln und *Tacca* mit Beerenfrüchten.

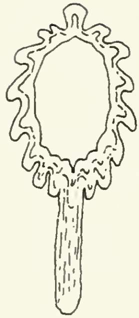


Abb. 30: Querschnitt durch einen Samen von Tacca chantrieri. 12 mal vergrößert

S a m e n m e r k m a l e. Die Ovula sind in beiden Genera zunächst anatrop. Bei S c h i z o c a p s a behalten die Samen diesen ursprünglichen Bauplan bei und sind infolgedessen länglich ellipsoidisch bis halbei- oder leicht bohnenförmig mit gerader oder nur schwach gebogener Achse (Abb. 10). ,Bei T a c c a dagegen krümmt sich die Samenachse hufeisenförmig und die leicht abgeflachten, im Umriß nierenförmigen bis fast kreisrunden Samen werden ausgesprochen kampylotrop. Allerdings habe ich nur solche von T a c c a sectio A t a c c i a gesehen.

Die Samen von S c h i z o c a p s a erreichen eine Länge von 2,5 mm, ihr ungefähr kreisrunder Querschnitt mißt 1,1 bis 1,2 mm. Die scheibenförmigen Samen von T a c c a sind gewöhnlich 3 - 4 mm lang und breit, ihre Dicke liegt zwischen 1 und 1,5 mm.

Ein Familienmerkmal der Taccaceen sind die kräftigen Längsrippen auf den Samen, und zwar sind die Rippen bei S c h i z o c a p s a gerade, bei T a c c a folgen sie der Krümmung der Samenachse und beschreiben konzentrische Halbkreise. Die Zahl der Rippen schwankt bei T a c c a sectio A t a c c i a zwischen 13 und 16 (Abb. 30), bei S c h i z o c a p s a p l a n t a - g i n e a zählte ich 15 Rippen.

Ein weiteres Kennzeichen der Familie ist das regelmäßig zweischichtige Ä. I. und die ungewöhnlich scharfe Differenzierung der beiden Zellschichten (Abb. 31).

Die Außenepidermis besteht bei T a c c a aus längs gestreckten, in der Aufsicht linealischen Zellen. Im Querschnitt

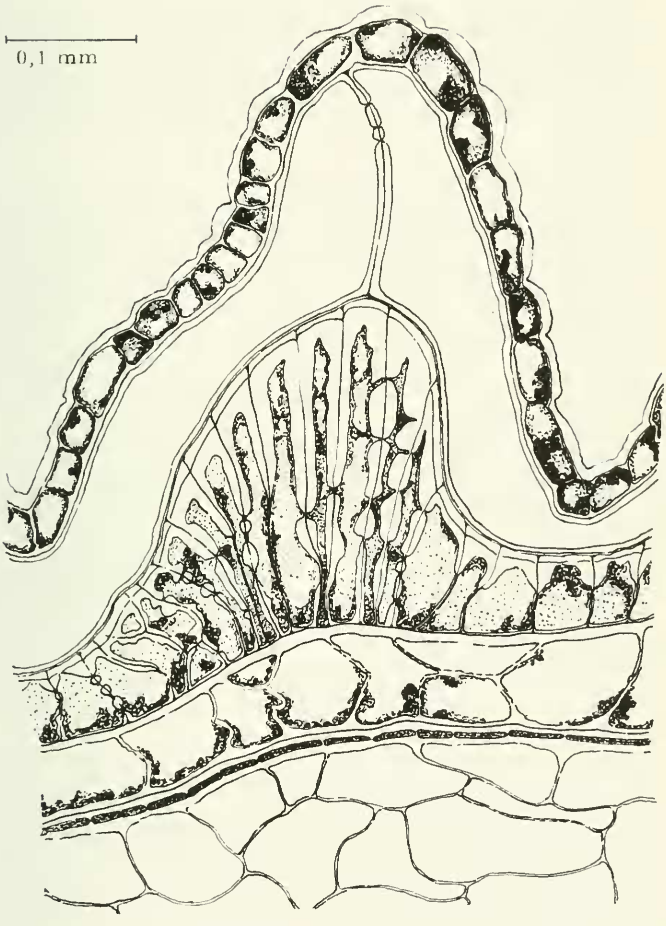


Abb. 31: Querschnitt durch die Samenschale und das angrenzende Endosperm von Tacca macrantha.

(Abb. 31) sind sie isodiametrisch oder leicht abgeflacht, seltener ganz zusammengedrückt. Ihre Außenwand ist ziemlich derb, die übrigen Wände sind dünn. Die Zellen werden zum größten Teil von einem dunkelbraunen Wandbelag ausgekleidet, der aber, sofern sie nicht kollabieren, ein scheinbar leeres Lumen ausspart.

Weniger regelmäßig ist die Außenepidermis bei Schizocapsa gestaltet. Ihre Zellen sind zum Teil vollständig zerdrückt und schwarzbraun gefärbt, zum Teil behalten sie auch ihre Lumina bei und werden wie bei Tacca von schollenartigen, braunen Plasmaresten ausgekleidet; daneben finden sich, besonders im Raphengebiet, vergrößerte Epidermiszellen, deren Lumina fast ganz von einem Raphidenbündel eingenommen werden. Von außen gesehen sind die Epidermiszellen von Schizocapsa isodiametrisch bis schwach und unregelmäßig quer gestreckt.

Im Gegensatz zur Außenepidermis ist die Innenschicht des Ä.I. in beiden Genera sehr ähnlich. Sie besteht aus quer gestreckten, von außen betrachtet linealischen, im Längsschnitt palisadenförmig gestreckten, im Querschnitt U- oder V-förmigen Zellen, die in der Mitte eingesenkt, an den Schmalseiten jedoch antiklin gestreckt sind. Da diese Zellen in Längszeilen stehen, erzeugen sie auf der Samenschale die oben erwähnten Rippen und Furchen (Abb. 31). Die Zellen der Innenschicht sind verhältnismäßig dünnwandig. Bis auf geringe, gelbliche Plasmareste erscheinen sie leer. Raphiden kommen in ihnen niemals vor.

Die untersuchten Tacca-Arten weichen von Schizocapsa durch die ausgeprägte Kreuzschichtung des Ä.I. ab.

Eine ähnliche Schichtgliederung wie das Ä.I. weist auch das I.I. auf. Zu einer Kreuzschichtung kommt es allerdings nicht. Die Außenschicht setzt sich in beiden Genera aus stark längs gestreckten, linealischen, durch seitlichen Druck stark eingeengten Zellen zusammen, die auf dem Querschnitt schmal palisadenförmig erscheinen. Die scheinbare Radialstreckung dieser Zellschicht ist unter den Rippen gewöhnlich stärker als unter den Furchen; allerdings sind die Unterschiede bei Schizocapsa viel kleiner als bei Tacca. Dadurch hat auch das I.I. an der Entstehung der Rippen einen bescheidenen Anteil.

Die Zellen der Außenschicht sind verhältnismäßig dick-

wandig und fast ganz von farblosem Plasma ausgefüllt. Ihre Wände sind bei Schizocapsa von einem blaß gelbbraunen, nicht wasserlöslichen, bei den untersuchten Tacca-Arten von einem purpurvioletten, wasserlöslichen Farbstoff tingiert. Die antiklinen Wände dieser Zellschicht sind außerdem getüpfelt (Abb. 31).

Die innere Schicht des I. I. setzt sich aus eher dünnwandigen, isodiametrischen oder etwas abgeflachten Zellen zusammen. Sie sind weder längs noch quer gestreckt. Ihre Lumina erscheinen leer, nur bei Schizocapsa liegen den Wänden kleine, schwarzviolette Pigmentschollen an. Sonst stimmen Außen- und Innenschicht des I. I. in der Färbung der Wände überein.

Die Zwischencuticula ist in der Regel wenig auffällig, die Innencuticula dagegen kräftig entwickelt.

Zwischen Innencuticula und Endosperm schiebt sich häufig ein vollständig degeneriertes und meist zerdrücktes, farbloses Gewebe ein, der Nucellusrest. Er ist in der Chalazagegend am stärksten ausgebildet, gegen die Mikropyle hin verschwindet er.

Die Endospermzellen sind im allgemeinen isodiametrisch. Ihre Wände sind dünn oder höchstens ganz geringfügig verdickt und durchwegs ungetüpfelt. Gespeichert werden Aleuron und fettes Öl; Reservezellulose nur in Spuren und Stärke fehlt im Endosperm ganz.

Die Samen der Taccaceen führen einen winzigen, schief eiförmigen Embryo. Seine Länge betrug bei den untersuchten Arten ungefähr 0,4 mm, das ist ein Fünftel oder ein Sechstel der Endospermlänge. Wie schon SOLMS-LAUBACH (1878) und SUESSENGUTH (1920) nachgewiesen haben, nähert sich der Embryo von Tacca - der von Schizocapsa (Abb. 10) übrigens auch - durch seinen schräg terminalen Stammscheitel und das seitliche Keimblatt dem der Dioscoreaceen.

Beziehungen zu den Polycarpicae und Dioscoreaceen. Merkmale, die auf einen nahen Zusammenhang mit den Dikotyledonen hinweisen, gibt es bei den Taccaceen in geringerer Zahl als bei den Dioscoreaceen. Die wichtigsten sind:

(a) Langgestielte Laubblätter mit netzig geaderter und außerdem häufig hand- oder fußförmig gelappter bis geteilter Spreite.

(b) Die in ihrer Bildungsweise dem Dikotyledonen-Typus (DAVIS 1966) folgende Antherenwand.

(c) Das stark entwickelte I. I., das sich weniger mit dem der anderen Liliifloren als jenem der Aristolochiaceen vergleichen läßt (SUESSENGUTH 1920).

(d) Das nicht terminale Keimblatt; hierzu vergleiche man Seite 271.

An die dioscoreoiden Liliifloren erinnern die leiterförmig durchbrochenen Gefäße in den Wurzeln (der Sproß ist gefäßfrei); nach FAHN (1954a) führen die Zwischenwände 30 bis 300 Sprossen. Ferner besitzen die Taccaceen ähnlich Stenomeris, Trichopus und vielen holzigen Polycarpicae bespitzte Antheren. Allerdings sind bei ihnen die Staubblätter kapuzenförmig umgebogen. Hierin vermutet GOEBEL (1933) eine fixierte Knospenlage. Schließlich gibt es unter den Liliifloren nur bei Tamus und den Taccaceen getüpfelte Zellwände im I. I.; in beiden Fällen ist ihr Vorkommen auf die äußere Zellschicht beschränkt.

Für das bedeutsamste von den genannten Merkmalen halte ich die Bildungsweise der Antherenwand, denn hierin unterscheiden sich die Taccaceen von sämtlichen Monokotyledonen, auch den Dioscoreaceen.

Bei allen daraufhin untersuchten Liliifloren mit Ausnahme der Taccaceen bildet nämlich die äußere, sekundäre Wandschicht lediglich das Endothecium, während die zwischen Endothecium und Tapetum liegende Mittelschicht sowie das Tapetum selbst aus der inneren, sekundären Wandschicht hervorgehen. Diesen Entwicklungsmodus nennt DAVIS (1966) den Monokotyledonen-Typus.

Umgekehrt verhält es sich beim Dikotyledonen-Typus, dem außer vielen zweikeimblätterigen Familien auch die Taccaceen folgen. Hier liefert die äußere, sekundäre Wandschicht sowohl das Endothecium als auch die Mittelschicht, wogegen die innere, sekundäre Wandschicht einzig das Tapetum erzeugt. DAVIS (1966) beschreibt neben diesen beiden Bildungsweisen der Antherenwand noch zwei weitere, die aber bei den Liliifloren nicht vorkommen.

An die Dioscoreaceen erinnert diese Familie abgesehen von der schon erwähnten Netzaderung und häufigen Teilung der

Blattspreiten, der verlängerten Konnektivspitze und den vielsprossig-leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen durch ihre stärkespeichernden Rhizome, das regelmäßige Vorkommen von Raphidenzellen und ganz besonders die gametophytischen Merkmale. In beiden Formenkreisen teilt sich die Pollenmutterzelle simultan, gliedert die primäre Archesporzelle eine Deckzelle ab (ausgenommen Trichopus) und bildet sich das Endosperm nukleär.

Außerdem sollen die Knollen, aber nicht die Blätter von Tacca Alkaloide führen (HEGNAUER 1963). Es ist jedoch unbekannt, ob diese mit den Dioscorea-Alkaloiden zusammenhängen.

Diesen den beiden Familien gemeinsamen Merkmalen steht eine ansehnliche Reihe von Unterschieden gegenüber. Für stammesgeschichtliche Überlegungen wiegen diese freilich ungleich schwer. In vielen Punkten sind die Taccaceen stärker abgeleitet als die Dioscoreaceen; das äußert sich bei ihnen im Vorkommen von echten Gefäßen nur in den Wurzeln (hierzu vergleiche man Seite 275), in der Anordnung der Leitbündel, die im Rhizom innerhalb des Verdickungsrings zerstreut stehen, in den schaftartig gestielten Infloreszenzen, die aus einem gestauchten Doppelwickel bestehen, in den eigentümlichen, fadenförmigen Tragblättern der oberen Blüten, dem amöboiden Tapetum, dessen Zellen zweikernig werden, dem parakarpen Fruchtknoten und schließlich auch dem zweischichtigen Ä.I.

Daß die Taccaceen nicht aus den Dioscoreaceen hervorgegangen sein können, ergibt sich aus den bei den Taccaceen wie fast allen Liliifloren einfachen, nicht nach Art der Dioscoreaceen zusammengesetzten Leitbündeln (Seite 273) sowie aus der oben beschriebenen Bildungsweise der Antherenwand. Beide Familien scheinen sich nebeneinander aus den Polycarpicae herausdifferenziert zu haben.

Beziehungen zu den übrigen Liliifloren. Den von den älteren Autoren vielfach angenommenen, verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen Amaryllidaceen und Taccaceen gibt es sicher nicht. Dafür sind die gemeinsamen Merkmale der beiden Familien allzu belanglos. Ebensowenig kann ich die von LOTSY (1911) vermuteten Beziehungen zu Aspidistra bestätigen.

Auch die von BENTHAM und HOOKER (1883) erwähnte

Ähnlichkeit der Taccaceen mit manchen Burmanniaceen gründet sich kaum auf Verwandtschaft. Zwar ist in beiden Familien das Ä. I. zweischichtig, aber im übrigen lassen sich weder die Samen noch die gametophytischen Merkmale der Burmanniaceen mit jenen der Taccaceen vergleichen.

Dagegen ist eine entfernte Affinität der Taccaceen mit den Conostylideen und Haemodoreen nicht von der Hand zu weisen. In diese Richtung deuten

das amöboide Antherentapetum der Taccaceen,

die bei Tacca wie bei Wachendorfia kräftig gekrümmte Samenachse,

das stets zweischichtige Ä. I.,

die bei den Taccaceen wie bei manchen Conostylideen ähnlich gestaltete Innenschicht des Ä. I., welche die Rippen auf den Samen hervorruft,

der bei Tacca und Wachendorfia (spärlich auch bei Xiphidium) im I. I. enthaltene, wasserlösliche, purpurne Farbstoff, das nur Spuren von Reservezellulose speichernde Endosperm und endlich der unscheinbare Embryo.

Nahe verwandt sind die Taccaceen mit den Conostylideen und Haemodoreen allerdings ebensowenig wie mit den Dioscoreaceen.

XIX. Die Haemodoreen und Conostylideen.

Zu diesem lange mißverstandenen Formenkreis, dessen Konturen erst HUTCHINSON (1934) einigermaßen richtig erkannte, gehören Wachendorfia nebst den übrigen Haemodoreen und die australischen Conostylideen, aber weder Lanaria noch Lophiola und erst recht nicht die Conantheren, die MELCHIOR in ENGLER (1964) neuerdings wieder damit zusammengeworfen hat.

In ihren Samenmerkmalen ist diese Tribusgruppe ungemein vielgestaltig. Vor allem Wachendorfia weicht erheblich von den anderen Gattungen ab, aber auch die übrigen Haemodoreen und die Conostylideen lassen sich anhand ihrer Samen unschwer unterscheiden.

1. Wachendorfia. Diese kapensische Gattung zählt

2 bis 5 Arten. Samen standen mir von W. paniculata und W. thyrsiflora zur Verfügung. Wesentliche Unterschiede zwischen ihnen fand ich nicht.

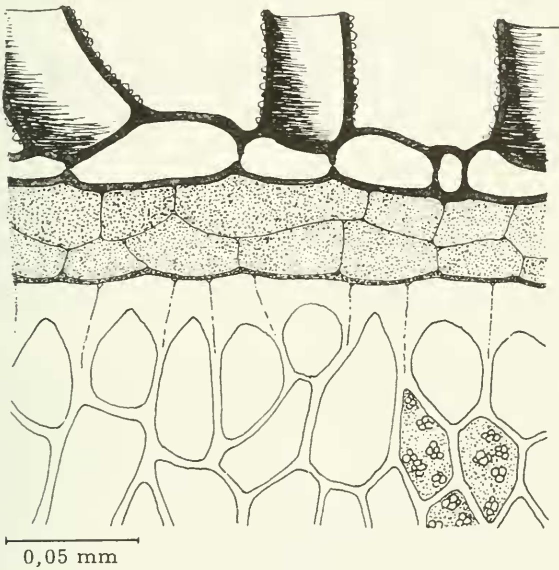


Abb. 32: Samenschale und angrenzendes Endosperm von Wachendorfia thyrsiflora. Von den haarförmigen, äußeren Epidermiszellen des Ä. I. ist nur die Basis gezeichnet.

Die Samenanlagen beschreibt DE VOS (1956) als hemitrop. Das gilt auch für die reifen Samen. Diese sind im Umriß schief eiförmig, bohnen- oder nierenförmig, seitlich etwas zusammengedrückt, auf der konvexen Schmalseite breit gewölbt, auf der konkaven, wo sich das Hilum befindet, gefurcht, auf den Breitseiten flach oder ein wenig eingesenkt. Die Samen sind dicht mit derben, schwarzvioletten Haaren bekleidet. Ohne diese beträgt die Länge der Samen 3,7 - 4 mm, ihre Breite 2 - 3 und ihre Dicke 1,4 - 2 mm. Die Mikropyle liegt an dem einen, manchmal durch eine schwache Zuspitzung schon äußerlich kenntlichen

Ende, die Chalaza indessen nicht ihr gegenüber, sondern sie ist auf die konkave Schmalseite verschoben, so daß die Samenachse einen rechten bis stumpfen Winkel beschreibt.

Das Ä. I. ist zweischichtig, wie bei allen haemodoroiden Liliifloren. Beide Schichten setzen sich aus nicht kollabierenden, bis auf spärliche, schmutzig violette Plasmareste, die den Wänden anliegen, luftgefüllten Zellen zusammen. In die Zellwände ist ein opaker, schwarzvioletter Farbstoff eingelagert, der dem ganzen Ä. I. zugleich eine gewisse Starrheit verleiht.

Abgesehen von der Chalazaregion, wo sich die zwei Schichten nur wenig voneinander unterscheiden, sind die Zellen der Außenschicht in einfache, ungegliederte, schlauchförmige, am Ende abgestumpfte Haare ausgezogen (Abb. 32). Wie alle Zellen des Ä. I. sind sie luftgefüllt und ihre schwärzliche Farbe verdanken sie allein den Wänden, die von winzigen Warzen feinkörnig skulpturiert sind.

Ähnlich der Innenschicht des Ä. I. bestehen auch die beiden Schichten des I. I. aus etwas abgeflachten Zellen. Auf den Breitseiten strecken sich die Zellen der Innenschicht parallel zur Krümmung der Samenachse. Im Gegensatz zum Ä. I. führen die Zellen des I. I. nicht Luft, sondern sie sind durchwegs von Plasma ausgefüllt, das von einem wasserlöslichen, leuchtend karminroten Farbstoff getränkt ist. Besonders intensiv ist die äußere Zellschicht gefärbt. In Salzsäure verfärbt sich das Pigment rot-orange bis fast blutrot, durch Laugen wird es lavendelblau.

Nach innen ist das I. I. von einer schmalen, aber deutlichen Innencuticula begrenzt.

Das Endosperm besteht in seinen peripheren Teilen aus radial gestreckten, im Inneren aus isodiametrischen Zellen. Wie bei allen Haemodoreen speichert das Endosperm im wesentlichen Stärke, nur seine alleräußerste Zellschicht bleibt stärkefrei. Im Gegensatz zum übrigen Endosperm speichert diese Zellschicht Aleuron, fettes Öl und Reservezellulose; vor allem die Außenwände sind kräftig verdickt und die Mächtigkeit der antiklinen Wände nimmt nach außen hin zu, was eine kegelförmige Zuspitzung der Zell-Lumina nach sich zieht (Abb. 32). Getüpfelte Endospermzellen gibt es weder bei Wachendorfia noch sonst bei den haemodoroiden Liliifloren.

Von der Aleuronschicht abgesehen, ist das Endosperm lipoidfrei. Dafür sind seine Zellen, sofern sie gut entwickelt und nicht wie die dem Embryo anliegenden, zerdrückt werden, mit Stärkekörnern prall vollgestopft.

Diese Stärkekörner sind recht sonderbar. Die meisten von ihnen sind in vier isodiametrische Teilkörner gegliedert, die zu einer linealischen Tetrade aneinander gereiht oder in einer Ebene übers Kreuz gestellt oder auch tetraedrisch angeordnet sein können. Seltener sind die Körner 5-, 3- oder nur zweizählig; dazwischen kommen auch kleinere, ungegliederte vor. Aber auch diese sind nicht wie bei den übrigen Haemodoreen und Conostylideen ellipsoidisch oder bohnenförmig. Die isodiametrischen Stärketetraden von Wachendorfia thyrsiflora erreichen einen Durchmesser von 16 - 24 μ; die linealischen bei einer Breite von 12 μ eine Länge von 36 μ. Bei W. paniculata sind die Stärkekörner etwas kleiner.

Der länglich eiförmige oder kurz walzliche,gerade oder fast gerade Embryo nimmt ein Viertel oder ein Fünftel von der Länge des Endosperms ein.

2. Die übrigen Haemodoreen. Ohne Wachendorfia zählt diese Tribus 7 Gattungen, die sämtliche nur drei Staubblätter führen; aber im Gegensatz zu den Iridaceen wird bei ihnen der äußere Staminalkreis unterdrückt. Auch in ihren Samenmerkmalen ist diese Gattungsgruppe gut kenntlich. Untersucht habe ich Samen von Haemodorum, Lachnanthes, Schiekia und Xiphidium.

Die Samenanlagen von Dilatris und Xiphidium beschreiben DE VOS (1956) und STENAR (1938) als atrop, aber für die vollentwickelten Samen der untersuchten Gattungen trifft das eigentlich nicht zu. Bei ihnen beschreibt die Samenachse regelmäßig eine Krümmung von 60 - 90°, weshalb ich sie lieber hemitrop nennen möchte.

Aufgrund ihrer Samenform gliedert sich diese Tribus in zwei deutlich verschiedene Gruppen:

(a) Die eine ist gekennzeichnet durch ziemlich kleine, dickliche, ungeflügelte, ungleichseitig tetraedrische Samen mit mehr oder weniger konkaven Flächen, von denen die größte in der Mitte die Chalaza und das Hilum trägt. Die Mikropyle befindet sich mehr in der Nähe einer Kante auf einer von den kleineren Flächen. Zu dieser Gruppe ge-

hören die beiden tropisch-amerikanischen Gattungen Schiekia und Xiphidium, von denen die erste durch halbeiförmige oder schwach abgeflachte, 1,5 - 1,8 mm lange und die andere durch fast isodiametrische, nur 0,7 - 1 mm lange Samen ausgezeichnet ist.

(b) Zur zweiten Gruppe gehören Haemodorum und Lachnanthes sowie Dilatris und vielleicht auch Hagenbachia mit ein wenig bis beträchtlich größeren, flach scheibenförmigen, fast kreisrunden Samen mit scharfem oder - bei Haemodorum teretifolium bis 1,5 mm breit - ringförmig geflügeltem Rand. Die Samenform dieser Gruppe läßt sich aus jener der vorigen entstanden denken, indem die bei jener ohnedies schon vergrößerte, die Chalaza tragende Fläche übermäßig ausgeweitet und die übrigen drei Flächen zu einer einzigen eingeebnet wurden. Chalaza und Hilum finden sich infolgedessen in der Mitte der einen, gewöhnlich ein wenig ausgehöhlten Fläche, während sich die Mikropyle dem Rand nähert und dabei gelegentlich auf die gleiche Seite wie die Chalaza zu liegen kommt. Die der Chalaza gegenüberliegende Fläche ist schwach gewölbt, eben oder auch leicht konkav. Die schildförmigen Samen erreichen bei Lachnanthes einen Durchmesser von 2 mm und eine Dicke von 0,17 - 0,3 mm, bei Haemodorum einen Durchmesser von 5 - 6,5 mm und eine Dicke von 1 mm.

Das Ä.I. ist durchwegs zweischichtig. Am stärksten ist es bei Xiphidium differenziert. Hier besteht die äußere Epidermis aus teils von rotbraunen Massen ausgegossenen (so vorwiegend auf den Flächen), teils aus scheinbar leeren, luftgefüllten Zellen (so besonders an den Kanten) mit homogenen, blaß rötlichbraunen Wänden. Die meisten dieser Zellen sind ziemlich klein, isodiametrisch, mäßig abgeflacht oder halbkugelig bis kegelförmig hochgewölbt, aber zwischen diesen finden sich einzelne, weitaus größere und blasig aufgetriebene, im allgemeinen luftgefüllte Zellen eingesprengt, die die Samen zerstreut warzig erscheinen lassen. Die Innenschicht setzt sich aus durchwegs gleichförmigen, abgeflachten Zellen zusammen, deren Lumina von festen, homogenen, rotbraunen Massen vollkommen ausgefüllt werden.

Auch bei Schiekia setzt sich die Außenepidermis teilweise aus blasigen Zellen zusammen, aber im ganzen ist das

Ä.I. in dieser Gattung, wie auch bei Haemodorum und Lachnanthes, schwächer entwickelt als bei Wachendorfia und Xiphidium. Es besteht aus dünnwandigen, abgeflachten, isodiametrischen oder - vor allem an der Basis des Flügelsaums - palisadenförmig gestreckten, seltener kollabierenden Zellen, die entweder ganz leer erscheinen oder meist kleine, dunkelbraune bis schwärzliche Pigmentschollen führen, die den fast farblosen Wänden anliegen. Die beiden Zellschichten des Ä.I. sind bei Lachnanthes gut erhalten und fast gleich gestaltet, bei Haemodorum und vor allem Schiekia sind die gefärbten Plasmareste der Innenschicht viel stärker ausgedehnt als in der Außenepidermis, die mitunter degeneriert.

Die Außenwände der äußeren Epidermiszellen sind bei den Haemodoreen eingedrückt, flach, breit abgerundet oder spitz kegelförmig aufgewölbt. Nicht weniger unregelmäßig erscheinen die Zellen in der Aufsicht. Ihre antiklinen Wände sind häufig leicht gewellt. Bei den schildförmigen Samen von Haemodorum und Lachnanthes sind die Zellen auf der Chalazaseite und den Flügeln vorwiegend radial, auf der gegenüberliegenden Seite dagegen zum Teil regellos radial und tangential gestreckt. Wiederholt finden sich einzelne, von außen gesehen isodiametrische Zellen, die an Spaltöffnungs-Mutterzellen erinnern.

Das I.I. ist in der Regel stark zusammengepreßt und häufig verlieren beide Schichten ihre Zellgliederung. Das ist am vollkommensten bei Haemodorum planifolium der Fall, dessen I.I. in eine homogene, dunkel rotbraune Schicht zusammenschmilzt, von der ich allerdings nicht entscheiden kann, ob sie nur aus der inneren Zellschicht hervorgeht oder ob auch die äußere in sie einbezogen ist. Deutlicher ist das I.I. bei Lachnanthes, Schiekia und Xiphidium differenziert. Bei Lachnanthes bleiben die Zellen der Außenschicht wenigstens teilweise erhalten; sie führen fein granulöses, fast farbloses Plasma. Auch bei Schiekia ist die Außenschicht farblos, jedoch kollabiert sie weithin und verliert infolgedessen vielfach ihre Zellstruktur. Die innere Zellschicht degeneriert in beiden Gattungen vollkommen und sie erzeugt eine homogene, rotbraune Haut. Umgekehrt verhält sich das I.I. von Xiphidium. Hier geht aus der Außenschicht eine ungegliederte, rotbraune Membran hervor, während die Innenschicht ihre Zellgliederung wenigstens andeutungsweise beibehält und einen wasserlöslichen, purpurnen Farbstoff enthält, wodurch die Gattung an Wachendorfia erinnert.

Ähnlich Wachendorfia ist Haemodorum teretifolium durch ein nicht kollabierendes I. I. ausgezeichnet. Die Zellen werden von einem dünnen rotbraunen Plasmabelag ausgekleidet.

Zwischen- und Innencuticula sind wohl immer gut entwickelt und zumal bei Haemodorum teretifolium, Schiekia und Xiphidium deutlich sichtbar.

Das Endosperm setzt sich bei den Gattungen mit tetraedrischen Samen vorwiegend aus isodiametrischen (Xiphidium) oder leicht radial gestreckten (Schiekia) Zellen zusammen, bei jenen mit flach schildförmigen aus isodiametrischen (Haemodorum teretifolium) oder aus wie der ganze Same abgeflachten (Haemodorum planifolium, Lachnanthes). Eine Ausnahme macht die Endospermperipherie von Haemodorum, indem hier die äußerste Zellschicht (H. planifolium) oder die beiden äußeren Schichten (H. teretifolium) palisadenförmig gestreckt sind.

Die periphere Zellschicht ist wie bei Wachendorfia stärkefrei und lipoidhaltig; ihre Außen- und gewöhnlich auch Radialwände sind durch Reservezellulose verstärkt. Im übrigen führt das Endosperm höchstens Spuren von Reservezellulose und fetten Ölen oder es ist ganz frei davon. Es speichert im wesentlichen Stärke.

Die Stärkekörner sind im Gegensatz zu jenen von Wachendorfia stets einfach. Die größeren unter ihnen sind elliptisch, halbeiförmig oder bohnenförmig, 8 - 20 µ lang und 4 - 15 µ breit, doch gibt es, namentlich bei Haemodorum teretifolium und Xiphidium, dazwischen auch verhältnismäßig große, kugelige mit einem Durchmesser von 10 - 16 µ. Auch sonst sind kugelige Stärkekörner verbreitet, aber sie kommen nie allein, sondern stets im Verein mit den länglichen, meist bohnenförmigen, vor und sind gewöhnlich etwas kleiner als diese; ihr Durchmesser schwankt zumeist zwischen 2 und 10 µ.

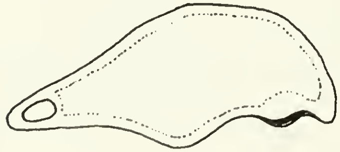


Abb. 33: Längsschnitt durch einen Samen von Macropidia fuliginosa. 12 mal vergrößert.

Der Embryo ist rundlich bis spitz eiförmig. Meist erreicht er ein Fünftel des Endosperm-Durchmessers, aber nicht selten bleibt er weitaus kürzer.

3. Die Conostylideen im engeren Sinn. Aus dieser in Westaustralien endemischen Tribus - oder eher Unterfamilie - standen mir von allen sechs Gattungen Samen zur Verfügung.

Im Gegensatz zu den vorangehenden Genera liegen bei den Conostylideen Chalaza und Hilum der Mikropyle häufig genau gegenüber oder die Samenachse ist doch nur wenig (Anigozanthos, Macropidia) gekrümmt (Abb. 33); somit behalten die Samen die atrope Gestalt der Ovula bei, wie sie STENAR (1927) von Anigozanthos beschrieben hat.

Die Samen sind in der Regel eiförmig elliptisch oder halbeiförmig, seltener auf einer Seite kahnförmig ausgehöhlt. Bei Macropidia, deren Fruchtknotenfächer nur ein einziges Ovulum enthalten, sind die Samen scharfkantig ungleichseitig tetraedrisch und ihr Querschnitt bildet ein gleichschenkeliges Dreieck. Auch bei den übrigen Gattungen ist der Samenquerschnitt kaum jemals kreisrund. Vor allem die Samen von Anigozanthos, Blancoa und Conostylis erinnern durch ihre Längsrippen an die der Taccaceen. Die Zahl der Rippen beträgt bei Anigozanthos und Conostylis meist 8 - 10, während die wesentlich größeren Samen von Blancoa auf 14 Rippen kommen. Bei einigen Anigozanthos- und Conostylis-Arten, am stärksten wohl bei A. flavidus, sind die Furchen zwischen den Rippen auf der einen Seite des Samens tiefer in das Endosperm eingeschnitten als auf der gegenüberliegenden, woselbst die Furchung gelegentlich fehlt. Abweichend von den anderen Conostylideen besitzt Tribonanthes longipetala großflächig-wabig gefelderte Samen.

Stets befindet sich die Mikropyle am zugespitzten Ende des Samens und die Chalaza wie das Hilum meist gegenüber am abgestumpften Ende (Abb. 33). Die Samen der Conostylideen sind im allgemeinen recht klein, 1,2 - 2 mm lang und 0,7 - 1 mm breit, ausgenommen Blancoa und Macropidia mit wesentlich größeren, 3 - 4 mm langen und ungefähr 1,4 mm breiten Samen.

Das Ä.I. der Conostylideen ist gewöhnlich farblos; in der Regel kollabiert es bei der Reife oder verschleimt. Insofern

führt diese Tribus fort, was sich als Tendenz bereits bei manchen Haemodoreen (Haemodorum, Lachnanthes, Schiekia) abzeichnet.

Eine Ausnahme macht Anigozanthos cfr. humilis, leg. MEEBOLD 6672, bei dem nur die äußere Zellschicht farblos bleibt und degeneriert, während die Zellen der Innenschicht kräftig verdickte und von einem granulösen, schwarzbraunen Pigment imprägnierte Wände aufweisen. Bei zwei weiteren Anigozanthos-Arten, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatt, fand ich das Ä.I. im ganzen pigmentfrei.

Die Außenepidermis besteht in noch höherem Maß als die Innenschicht aus zusammengedrückten Zellen. Diese sind bei allen 6 Gattungen stets deutlich längs gestreckt mit geraden, antiklinen Wänden.

Die Zellen der Innenschicht sind dagegen, soweit sich das bei dem degenerierten Ä.I. der reifen Samen nachweisen läßt, wenigstens bei Anigozanthos, Blancoa, Conostylis und Macropidia gegenüber jenen der Außenschicht stark vergrößert und wie bei den Taccaceen quer gestreckt. Auch bedingen sie, wie in dieser Familie, die Rippen auf den Samen. Das läßt sich vor allem an dem erwähnten Anigozanthos MEEBOLD 6672 zuverlässig beobachten. Hier - und wohl auch bei den übrigen Conostylideen mit gerippten Samen - sind die in Längsreihen angeordneten Zellen der Innenschicht quer gestreckt, wobei ihre Außen- und Innenwand nach innen gewölbt sind. Damit mag zusammenhängen, daß die Wände der Innenschicht des Ä.I. bei den Gattungen mit gerippten Samen (Anigozanthos, Blancoa, Conostylis) häufig verdickt sind, während Macropidia, Phlebocarya und Tribonanthus durchwegs ziemlich dünnwandige Ä.I.-Zellen aufweisen. Sofern das Ä.I. nicht vollständig kollabiert, erscheinen seine Zellumina leer oder sie sind von farblosen Plasmaresten ausgefüllt.

Im Gegensatz zu den meisten Haemodoreen behält das I.I. der Conostylideen in der Regel seine Zellgliederung bei. Die Zellen der Außenschicht strecken sich vielfach längs, die der Innenschicht im allgemeinen nicht.

Mitunter sind beide Schichten des I.I. gleichartig entwickelt, besonders bei Anigozanthos und Conostylis. Dabei erscheinen die Zellen im Querschnitt isodiametrisch oder

ein wenig abgeflacht und vollständig von leuchtend rotbraunen Massen ausgegossen, zwischen denen die unscheinbaren Wände fast verschwinden.

Häufiger entspricht allerdings nur eine der beiden Schichten dieser Beschreibung, meistens die innere, wogegen die Außenschicht aus dünnwandigen, scheinbar leeren (Phlebocarya ciliata) oder aus stark zusammengedrückten Zellen mit verdickten Wänden und zu schmalen Spalten eingeengten Lumina besteht (Blancoa, Conostylis bromelioides, Tribonanthes longipetala). Umgekehrt verhält sich Conostylis aculeata, bei der nur die Innenschicht zusammengedrückt wird. Einzig bei Macropidia sind beide Schichten des I. I. weitgehend zerdrückt; diese Gattung weicht von den übrigen Conostylideen außerdem durch ihre in drei einsamige Fragmente zerfallenden Früchte ab.

Vielfach, aber längst nicht bei allen untersuchten Arten, sind Zwischen- und vor allem Innencuticula deutlich wahrnehmbar.

Wie bei Xiphidium und den Taccaceen besteht das Endosperm im wesentlichen aus isodiametrischen Zellen. Eine Ausnahme macht Macropidia, bei der die periphere Zellschicht palisadenförmig gestreckt ist. Die Zellwände sind durchwegs dünn; selbst in der Peripherie tritt, im Gegensatz zu den Haemodoreen, die Reservezellulose ganz zurück und in der Regel sind nicht einmal mehr die antiklinen Wände merklich verdickt, sondern nur noch die Außenwand.

Dagegen stimmen die Conostylideen, was die Differenzierung des Endosperms in eine stärkefreie, Aleuron und fette Öle speichernde Außenschicht und ein an Lipoiden armes oder auch davon ganz freies Stärkeendeosperm angeht, vorzüglich mit den Haemodoreen überein. Das gilt übrigens auch für Größe und Gestalt der Stärkekörner. Diese sind im allgemeinen einfach, wobei die kleineren, kugeligen, einen Durchmesser von 3 - 8 μ erreichen, während die wohlentwickelten fast durchwegs halbeiförmig oder bohnenförmig sind; ihre Länge beträgt in diesem Fall 6 - 18 μ, ihre Breite 4 - 12 μ. Nur bei wenigen Arten, und auch bei diesen nur vereinzelt, fand ich kugelige Stärkekörner, deren Durchmesser 10 μ erreichte oder ein wenig überschritt.

Allen Conostylideen gemeinsam ist ein besonders winziger, rundlich eiförmiger bis fast kugeliger Embryo, der meist

nur ein Zwölftel bis ein Siebentel der Endospermlänge einnimmt.

Verwandtschaftsverhältnisse. Dank ihrem dreizähligen Andrözeum fanden die Haemodoreen schon frühzeitig Anerkennung als eine selbständige Familie, ganz im Gegensatz zu den Conostylideen, die wegen ihren zwei Staubblatt-Wirteln und der mit dem Fruchtknoten verwachsenen Blütenhülle von den meisten Autoren zu den Amaryllidaceen oder, wenn es hoch kommt, den Hypoxidaceen gezogen wurden. Den engen Zusammenhang zwischen Conostylideen und Haemodoreen sahen zwar BENTHAM und HOOKER (1883), die auch diese Triben in einer Familie vereinigten, allerdings nicht ohne deren Umrisse durch die Einbeziehung der Conanthereen und Ophiopogoneen wieder zu verwischen. Tatsächlich sind die Haemodoraceen in der Fassung von HUTCHINSON (1934), in der sie im wesentlichen die Haemodoreen und Conostylideen umfassen, durch herkömmliche Merkmale nicht ausreichend definiert. Zwar lassen sie sich in der Regel an den zweizeilig angeordneten, gewöhnlich reitenden Laubblättern, den behaarten Blütenständen und Blüten, der bleibenden Blütenhülle, den längsrissigen Antheren, dem einfachen Griffel, dem dreifächerigen Fruchtknoten mit nicht gerade selten (Barberetta, Dilatris, Macropidia, Wachendorfia) nur einer Samenanlage in jedem Fach, sowie den meist fachspaltigen Kapseln von den übrigen Liliifloren wegkennen, aber ihre wesentlichen Kennzeichen liegen doch mehr im Bereich des Gametophyten und der Samen. Bei den gametophytischen Merkmalen, die allerdings nur von den Gattungen Anigozanthos, Dilatris, Wachendorfia und Xiphidium bekannt sind, handelt es sich um

(a) das ein echtes Periplasmodium erzeugende Antherentapetum;

(b) die sich sukzedan teilende Pollenmutterzelle;

(c) die eine Deckzelle abgliedernde, primäre Archesporzelle;

(d) die große Antipodenzelle;

(e) die helobiale Endospermbildung; und

(f) die hängenden, atropen, nur bei Wachendorfia hemitropen Samenanlagen (DELLERT 1933, DE VOS 1956, STENAR 1927 und 1938).

Dazu gesellen sich folgende, immerhin an 11 Gattungen beobachtete Samenmerkmale:

(g) Ä. I. zweischichtig;

(h) Außenepidermis häufig (ausgenommen die meisten Conostylideen) ein schwarzes Pigment führend, aber niemals in eine homogene Phytomelankruste umgewandelt;

(i) I. I. häufig von rotbraunen Farbstoffen imprägniert, nie vollkommen farblos;

(k) Endosperm scharf in eine Aleuronschicht und ein Stärkeendosperm gegliedert;

(l) Endospermzellen bis auf die Aleuronschicht dünnwandig und ohne Ausnahme ungetüpfelt;

(m) Wenigstens die wohlentwickelten Stärkekörner ganz oder vorwiegend halbei- bis bohnenförmig (Ausnahme: Wachendorfia);

(n) Embryo zwergig.

Außerdem besitzen die Haemodoreen und Conostylideen Spaltöffnungen mit zwei Nebenzellen (SCHULZE 1893, STEBBINS und KHUSH 1961), Raphiden aus Calciumoxalat (SCHARF 1892) und häufig führen sie Chelidonsäure (RAMSTADT 1953).

So definiert, stellen sie eine natürliche, von den übrigen Liliifloren weit getrennte Einheit dar. Sichere, wenn auch nicht sehr nahe, verwandtschaftliche Beziehungen bestehen nur zu den Taccaceen (Seite 482). Ein Antheren-Periplasmodium und von deutlichen Nebenzellen umgebene Stomata gibt es zwar auch bei den Hypoxidaceen, doch scheint es sich hier lediglich um konvergent entstandene Neuerungen zu handeln, zumal es diese Merkmalskonstellation auch sonst gibt, zum Beispiel bei Sparganium und Typha, und die Samenmerkmale keinen engeren Zusammenhang zwischen den Haemodoreen und Conostylideen auf der einen und den Hypoxidaceen auf der anderen Seite anzunehmen erlauben.

Zu den Haemodoreen und Conostylideen rechnen die meisten Autoren einige Gattungen, die sich bei eingehender Untersuchung als Angehörige anderer Familien entpuppten. Das gilt zunächst für Pauridia, die wegen ihrem haplostemonen Andrözeum mitunter für eine Haemodoree gehalten wird, obwohl schon BENTHAM und HOOKER (1883) in ihr eine Hypoxidee ver-

muteten, was DE VOS (1949) aufgrund der gametophytischen Merkmale bestätigen konnte. Die kleinen, kugeligen Samen stimmen mit jenen der Hypoxidaceen überein.

Auch Lanaria dürfte, wie DE VOS (1963) nachgewiesen hat, kaum mit den Haemodoreen und Conostylideen verwandt sein. Unter anderem weicht sie von diesen ab durch das Sekretionstapetum, den simultanen Teilungsmodus der Pollenmutterzelle, die kleine Antipodenzelle, die ana- und apotropen Samenanlagen, das vielschichtige Ä. I., dessen äußere Epidermiszellen palisadenförmig gestreckt sind und die eine massive Phytomelankruste erzeugen, sowie den walzenförmigen, ein wenig gebogenen Embryo, der halb so lang ist wie das Endosperm. Die Stomata führen nach SCHULZE (1893) im Gegensatz zu den eigentlichen Haemodoreen und Conostylideen nur angedeutete Nebenzellen.

In ihren gametophytischen Merkmalen stimmt Lanaria gut mit Cyanastrum und Odontostomum überein. In diese Richtung weisen auch die von zwei wenn auch nur undeutlichen Nebenzellen flankierten Spaltöffnungen, die durch Verkümmerung der in den Karpellen paarweise enthaltenen Samenanlagen einsamigen und kaum aufspringenden Früchte (ähnliches bei Cyanastrum) und die ästigen, mehrzellreihigen Haare. Diese kennzeichnen zwar in erster Linie die Conostylideen, aber es gibt sie darüber hinaus auch bei Eriospermum, das, wie auf Seite 416 expliciert wird, mit Cyanastrum, Walleria und den Tecophilaeaceen zusammen gehört. Sehr eng dürften die Beziehungen von Lanaria zu den knollentragenden Gattungen um Cyanastrum, Eriospermum und Walleria indessen kaum sein, wie sich schon aus ihrer unverdickten Grundachse, den reitenden Blättern und der als spröder Panzer ausgebildeten Testaepidermis ergibt. Außerdem fehlen Lanaria die in dieser Gruppe verbreiteten Raphiden. An ihrer Stelle führt sie oktaedrische Kristalle in gefächerten Schläuchen (SCHARF 1892). Allem Anschein nach verkörpert diese Gattung eine monotypische Familie der asparagoiden Liliifloren, die mit den knollentragenden Gattungen (Teceophilaeaceen u. a.) und wohl auch den Hypoxidaceen auf gemeinsame Vorfahren zurückgeht.

Zu den Conostylideen soll nach der Meinung aller damit beschäftigten Autoren auch Lophiola gehören. Diese weicht aber durch die folgenden Merkmale von ihnen ab:

(a) Die Leitbündel stehen bei Lophiola im Rhizom in einem Kreis, in den Stengeln in zwei Kreisen. Das erinnert stark an Aletris, während bei den Conostylideen und Haemodoreen die Bündel im Zentralzylinder von Rhizom und Stengel zerstreut stehen (SCHARF 1892).

(b) Nach SCHULZE (1893) sind die Nebenzellen der Stomata bei Lophiola von den übrigen Epidermiszellen kaum verschieden; bei den australischen Conostylideen sind dagegen wohldifferenzierte Nebenzellen vorhanden.

(c) Die Blütenstände und Blüten von Lophiola erinnern durch ihr Indument aus einzelligen und unverzweigten Haaren viel mehr an Aletris als an die durch mehrzellreihige Kandelaberhaare ausgezeichneten Conostylideen.

(d) Ferner besitzt Lophiola im Gegensatz zu sämtlichen australischen Conostylideen unisulcate Pollen (ERDTMAN 1952).

(e) Auch durch ihre aufsteigenden Samen (BENTHAM und HOOKER 1883) weicht Lophiola von den Conostylideen und allen übrigen Haemodoraceen ab.

Sollte sich die vermutete Verwandtschaft von Lophiola mit Aletris als begründet herausstellen, dann gäbe es nicht bloß unter den asparagoiden, sondern auch unter den colchicoiden Liliifloren "Doppelgänger" der haemodoroiden Liliifloren. Verwandtschaftliche Zusammenhänge zwischen den echten und den falschen Haemodoraceen halte ich für wenig wahrscheinlich.

Schließt man die genannten, zu Unrecht unter die Haemodoreen und Conostylideen versetzte Gattung aus, dann ergibt sich eine trotz ihrem zerstückelten Verbreitungsgebiet natürliche Familie von 14 Genera, die sich auf zwei distincte Triben oder besser Unterfamilien verteilen.

1. Die Haemodoreen. Haare fehlend oder einfach (der Länge nach einzellreihig oder mit mehrzellreihigem Sockel, seltener Haare einzellig). Stärkekörner in Rhizom und Stengel einfach (SCHARF 1892). Tepalen frei, zweireihig. Staubblätter 3 (nur der innere Kreis vorhanden). Pollen unisulcat (ERDTMAN 1952). Fruchtknoten frei oder mit dem Perianth verwachsen. Samen vielgestaltig, rundlich tetraedrisch, schildförmig oder

seitlich abgeflacht, mit mehr oder weniger gekrümmter Achse, kahl oder behaart, nie gerippt. Chalaza und Hilum von den Kanten abgerückt. Ä.I. selten pigmentfrei. - In Amerika (4), Südafrika (3) und Australien (1) heimische Gattungen.

(a) Fruchtknoten mit einer einzigen Samenanlage in jedem Fach. Samen halbeiförmig bis nierenförmig, seitlich etwas zusammengedrückt, derb und schwarz behaart. Stärkekörner meist tetradelphisch. - Hierher gehört von den untersuchten Gattungen nur Wachendorfia. Das ist die einzige afrikanische Haemodoree, von der ich Samen gesehen habe.

Mit ihr stimmen die ebenfalls südafrikanischen Gattungen Barberetta und Dilatris wenigstens in den uniovulaten Fruchtknotenfächern überein. Die Samen von Dilatris werden allerdings als scheibenförmig beschrieben.

(b) Fruchtknoten mit 2 bis zahlreichen Samenanlagen in jedem Fach. Samen ungleichseitig tetraedrisch oder schildförmig, niemals behaart. Stärkekörner einfach, wenigstens die größeren halbeiförmig oder bohnenförmig. - Diese Gruppe umfaßt das australische Genus Haemodorum sowie die amerikanischen Gattungen Lachnanthes, Schiekia und Xiphidium, vielleicht auch Hagenbachia, deren Samen ich allerdings nicht kenne.

2. Die Conostylideen. Pflanzen mit ästigen, mehrzellreihigen Haaren bekleidet. Stärkekörner in Rhizom und Stengel zusammengesetzt (SCHARF 1892). Tepalen frei oder meist röhrig verwachsen, in der Regel einreihig. Staubblätter 6. Pollen bi- bis etwa octoaperturat, nie unisulcat (ERDTMAN 1952). Fruchtknoten meist mit der Blütenhülle verwachsen, seltener frei. Samen eiförmig, halbeiförmig oder länglich tetraedrisch, weder schildförmig noch seitlich zusammengedrückt, mit gerader oder ganz wenig gebogener Achse, kahl, häufig gerippt. Chalaza und Hilum terminal oder doch stark einem Ende genähert. Ä.I. allermeist pigmentfrei. - Dieser Formenkreis ist ganz auf Westaustralien beschränkt. Es bietet sich die folgende Unterteilung an:

Tribonanthus. Fruchtknoten frei. Mittelband über die Antheren hinaus verlängert. Fruchtfächer vielsamig.

Samen großflächig gefeldert, nicht gerippt.

Anigozanthos, Blancoa, Conostylis. Fruchtknoten mit der Blütenhülle mehr oder weniger hoch verwachsen. Kein Konnektiv-Fortsatz. Fruchtfächer vielsamig. Samen längs gerippt.

Macropidia und Phlebocarya. Fruchtknoten mit der Blütenhülle verwachsen. Kein Konnektiv-Fortsatz. Fruchtknotenfächer einsamig. Samen weder gerippt noch grubig gefeldert.

BENTHAM und HOOKER (1883) wie auch HUTCHINSON (1934) reihen Phlebocarya wegen ihrer freien Tepalen bei den Haemodoreen ein, aber ihre Samen und die 2- oder 3-aperturaten Pollen kennzeichnen die Gattung als Conostylidee.

E. Die Familien von unsicherem Anschluß.

Zu jenen Liliifloren, deren Verwandtschaft nach wie vor im Dunklen liegt, gehören die Velloziaceen und, wenn man sie für Liliifloren hält, auch die Burmanniaceen, Philydraceen und Pontederiaceen.

Samen von Burmanniaceen und Corsiaceen habe ich nicht gesehen. Es ist auch gar nicht gesagt, daß diese in ihren stark reduzierten Feilspan-Samen Merkmale konservieren, die sich zur Aufhellung der Affinitäten eignen. Bemerkenswert sind immerhin die bei den Burmanniaceen im Gegensatz zu den (übrigen) Liliifloren tenuinuzellaten Samenanlagen. Wenigstens in diesem Merkmal stimmt die Familie mit den Orchideen überein, mit denen sie auch von vielen Autoren für verwandt gehalten wird. Allerdings vermag ich nicht zu entscheiden, ob es sich hier um eine Konvergenz oder das Anzeichen von Verwandtschaft handelt. Es ist übrigens durchaus möglich, daß die Burmanniaceen nebst den Corsiaceen mit den Orchideen auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Diese ist allerdings weder bei den haemodoroiden Liliifloren noch bei den Hypoxidaceen zu suchen. Beide sind in den von deutlichen Nebenzellen umgebenen Stomata, dem Antheren-Periplasmodium und den Septalnektarien, die einen außerdem in ihren atropen Samenanlagen, die anderen in der schwarzkrustigen Samenschale stärker abgeleitet als ihre vermeintlichen Deszendenten. Beziehungen zu den sogenannten Microspermen gibt es, streng ge-

nommen, nur bei den colchicoiden Liliifloren, bei diesen allerdings in Anzahl. Erwähnung verdienen besonders folgende Merkmale:

(a) Die Spaltöffnungen führen, wie bei den Burmanniaceen und Orchideen, gewöhnlich keine Nebenzellen.

(b) Saprophytische Lebensweise - zusammen mit kleinen Samen - gibt es bereits bei Petrosavia (man vergleiche Seite 475).

(c) Wie den Burmanniaceen und Orchidaceen gehen den colchicoiden Liliifloren Septalnektarien im allgemeinen ab.

(d) Die Öffnungsweise der Antheren variiert selbst bei verhältnismäßig eng zusammengehörigen Gattungen, bei Campynemanthe sogar innerhalb einer Blüte; auf der anderen Seite öffnen sich bei den Burmanniaceen im engeren Sinn die Staubbeutel intrors oder seitlich, bei den Corsiaceen extrors.

(e) Die Pollenmutterzelle teilt sich teils sukzedan, wie bei den Burmanniaceen, teils simultan, wie bei den Orchideen.

(f) Griffel und Griffeläste sind plastischer als bei den meisten anderen Liliifloren.

(g) Die bei vielen dioscoreoiden, asparagoiden und haemodoroiden Liliifloren ausgeprägte Tendenz, die Zahl der Samenanlagen zu vermindern, geht den colchicoiden Liliifloren vollständig ab.

(h) Schließlich kommen bei ihnen auch Feilspan-Samen vor (Seite 431 und 463).

Im Gegensatz zu den Burmanniaceen, die sich mit einiger Wahrscheinlichkeit an eine Entwicklungslinie der Liliifloren anschließen, hängen die Velloziaceen gewissermaßen ganz in der Luft. Allerdings sind auch nur wenige Angiospermen-Familien so mangelhaft durchforscht wie diese. In ihren Samenmerkmalen, die mir nur von einer Art (Xerophyta squarrosa) genau und von zwei anderen (Vellozia flavicans und Xerophyta elegans) fragmentarisch bekannt sind, erweist sie sich als äußerst polymorph.

Die Samen der Velloziaceen sind streng anatrop, schief eiförmig (Xerophyta) oder kreiselförmig (Vellozia

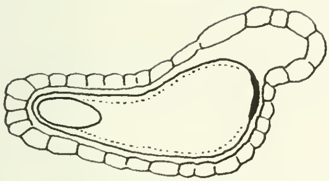


Abb. 34: Längsschnitt durch einen Samen von Xerophyta squarrosa. 30 mal vergrößert.

flavicans), mit verschmälertem Mikropyl- und meist abgerundetem, oder bei Vellozia flavicans gestutztem Chalazaende. Bei der genannten Vellozia sind sie verhältnismäßig groß; sie erreichen eine Länge von 2,4 mm und am Chalazaende einen Durchmesser von 2,2 mm. Die beiden Xerophyta-Arten sind dagegen ausgesprochen kleinsamig; bei Xerophyta squarrosa (Abb. 34) werden die Samen 1,5 mm lang und 0,8 mm breit, bei X. elegans nur 0,3 bis 0,4 mm lang; allerdings waren die Samen der zweiten Art taub und führten weder ein Endosperm noch einen Embryo.

Das Ä.I. ist, wenigstens bei Xerophyta squarrosa, zweischichtig. Bei den Velloziaceen scheint die Samenschale im wesentlichen nur von der Außenepidermis des Ä.I. gebildet zu werden. Diese ist vom übrigen Ä.I. scharf abgesetzt und besteht aus stets gut erhaltenen Zellen, die bei Vellozia flavescens zum größten Teil palisadenförmig gestreckt und außerdem durch Phlobaphene rotbraun gefärbt sind, während sie bei Xerophyta isodiametrisch oder längs gestreckt und fast farblos sind. Ihre Wände sind bei Xerophyta schwach verdickt und dicht, schlitzförmig getüpfelt, auch die Außenwand, wobei die Tüpfel transversal gestellt sind. Sehr viel mächtiger sind die Zellwände der Außenepidermis von Vellozia flavicans; im Gegensatz zu Xerophyta sind die Tüpfel sehr klein, elliptisch und locker gestellt. Die primäre Zellwand der Außenepidermis ist bei Xerophyta squarrosa fein verholzt.

Das übrige Ä.I. scheint in der Regel zu kollabieren; bei Xerophyta squarrosa ist es nur eine Zelle dick und farblos, wie auch das zerdrückte I.I.

Diese Art besitzt auch ein Stärkeendosperm aus dünnwan-

digen, ungetüpfelten, isodiametrischen Zellen, von denen nur die periphere Schicht Aleuron und Lipoide, das übrige Nährgewebe dagegen vornehmlich Stärke speichert. Die Stärkekörner sind im allgemeinen isodiametrisch, wenngleich ein paar halbeiförmige dazwischen vorkommen; die für Conostylideen und Haemodoreen bezeichnende Bohnenform scheint zu fehlen. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 4 und 10 μ.

Ganz paradox ist das Endosperm von Vellozia flavicans, denn es setzt sich aus dickwandigen, kräftig längs gestreckten Zellen von isodiametrischem Querschnitt zusammen; ihre Wände führen kleine, elliptische, 3 - 5 μ breite, schräg gestellte und dadurch kreuzförmige Tüpfel. Stärke habe ich bei dieser Art nicht gefunden.

Der Embryo ist, soweit gesehen, klein, länglich eiförmig und mehrmals kürzer als das Endosperm.

Nach dem wenigen, was über diese Familie, die immerhin an die 160 Arten zählt, bekannt ist, lassen sich in Bezug auf ihre Verwandtschaftsverhältnisse bestenfalls Vermutungen anstellen. Bemerkenswert ist das Zusammentreffen einiger ausgesprochen progressiver Merkmale, nämlich

der von zwei Nebenzellen umgebenen Stomata

des zweischichtigen Ä. I. (ob immer?)

und des regelrechten Stärkeendosperms.

Zusammen mit den sich sukzedan teilenden Pollenmutterzellen kehrt diese Merkmalsverbindung bei den Conostylideen, Haemodoreen, Philydraceen und Pontederiaceen wieder. Ein verwandtschaftlicher Zusammenhang zwischen den genannten Sippen läßt sich daran allerdings nicht ablesen, sondern nur eine vergleichbare Entwicklungshöhe; denn wenigstens in den genannten Merkmalen ragen sie über das Niveau der eigentlichen Liliifloren hinaus.

Von den Conostylideen und Haemodoreen divergieren die Velloziaceen namentlich durch die folgenden Merkmale:

(a) die hochgradig spezialisierten Gefäße (CHEADLE und TUCKER 1961);

(b) das Fehlen von Raphiden (HEGNAUER 1963);

(c) die verbreitete Sekretion von Harz (HEGNAUER 1963);

(d) die schraubige oder dreizeilige Blattstellung;

(e) das Sekretionstapetum;

(f) die primäre Archesporzelle, die, ohne eine Deckzelle abzugliedern, in die Embryosack-Mutterzelle übergeht;

(g) die anatropen Samen;

(h) das vollständig zerdrückte, farblose I. I.;

(i) und schließlich die meist isodiametrischen Stärkekörner.

Die kaum minder zahlreichen Unterschiede, welche die Vellozaceen von den Philydraceen und Pontederiaceen trennen, habe ich auf Seite 503 zusammengestellt.

Dennoch halte ich die Velloziaceen für keine vollständig isolierte Familie. Sie nähert sich in mehreren Merkmalen den Bromeliaceen. In beiden Familien

(a) herrschen Rosettenpflanzen und Schopfbäume vor;

(b) entspringen am Sproßscheitel alsbald Adventivwurzeln, die bei den Velloziaceen durch die Blattfüße, bei den Bromeliaceen in der Rinde nach unten wachsen;

(c) kommen einfach durchbrochene Gefäße vor; bei den Velloziaceen ausschließlich, bei den Bromeliaceen neben leiterförmigen (CHEADLE und TUCKER 1961);

(d) besitzen die Laubblätter gelegentlich dornig gezähnte Ränder und

(e) führen sie häufig ein hypodermales Wassergewebe;

(f) teilt sich die Pollenmutterzelle sukzedan;

(g) kommt Tetradenpollen vor; bei den Velloziaceen regelmäßig bei brasilianischen Vellozia-Arten, bei den Bromeliaceen wohl nur ausnahmsweise bei Cryptanthus (ERDTMAN 1952);

(h) sind die Samen meist kleiner als bei der Mehrzahl der übrigen Liliifloren;

(i) besteht das Ä. I. in der Regel aus zwei Zellschichten;

(k) führen die Samen ein lipoidfreies Stärkeendosperm und

(l) einen meist kleinen Embryo.

Vielleicht hängen auch die chemisch nicht untersuchten Sekrete der Velloziaceen mit den Gummiharzen der Bromeliaceen zusammen. Schließlich ist das Entwicklungszentrum der einen wie der anderen Familie im mittleren und östlichen Südamerika zu suchen.

Gewiß sind auch die Unterschiede zwischen den Bromeliaceen und Velloziaceen erheblich; so weichen die Bromeliaceen vor allem von den Velloziaceen ab durch die von vier, statt von zwei Nebenzellen eingerahmten Spaltöffnungen, den Besitz von Raphiden wie auch von Kieselkörpern in der Epidermis, die meist reichblütigen, botryschen Infloreszenzen, die meist heterochlamydeischen Blüten, die gewöhnlich septiciden, manchmal aber auch wie bei den Velloziaceen unregelmäßig oder fachspaltig aufreißenden Früchte, die Abgliederung von Deckzellen und das im reifen Samen meist wohl entwickelte I. I. Trotzdem lassen sich die Übereinstimmungen zwischen den zwei Familien, deren Zahl schon deshalb erstaunlich hoch ist, als ja im ganzen nur verhältnismäßig wenige Merkmale für den Vergleich zur Verfügung stehen, kaum sämtliche als zufällig und belanglos abtun.

Schließlich bleiben noch die Pontederiaceen und Philydraceen zu erwähnen, die, wie HAMANN (1966) nachgewiesen hat, wenigstens entfernt verwandt sind. Beide Familien stellten ENGLER (1887) und andere aufgrund ihres stärkehaltigen Nährgewebes und vermutlich, wenngleich nicht expressis verbis, ihrer von den allermeisten Liliifloren abweichenden, helophilen Lebensweise zu den Farinosen. Diese erweisen sich jedoch als wenig natürlich. An die enger gefaßten Ordnungen, in die HUTCHINSON (1934), KIMURA (1956), TACHTADSCHAN (1959), EMBERGER (1960) und HAMANN (1961) diese Reihe zerlegten, lassen sich die Pontederiaceen und Philydraceen nicht anschließen. Offenbar ängstlich besorgt, die Zahl der Angiospermen-Ordnungen möglichst klein zu halten, brachten diese Autoren (ausgenommen EMBERGER was die Pontederiaceen, und KIMURA was die Philydraceen angeht) die genannten Familien bei den Liliifloren, beziehungsweise den Liliales und Haemodorales unter. Nachdem mittlerweile auch deren Verwandtschaftsverhältnisse nicht mehr ganz im Dunklen liegen, zeigt es sich, daß die Pontederiaceen und Philydraceen unter diesen kaum weniger isoliert stehen als ehedem bei den Farinosen.

Die einzigen Liliifloren, die sich allenfalls mit den Pontederiaceen und Philydraceen vergleichen lassen, sind die Conostylideen, Haemodoreen und Velloziaceen. Diese fünf Sippen stimmen in ihren meist von zwei Nebenzellen umgebenen Spaltöffnungen, dem sukzedanen Teilungsmodus der Pollenmutterzelle, dem in der Regel zweischichtigen Ä.I. und ihrem stärkereichen Endosperm wenigstens teilweise überein. Drüsenhaare, die bei den Liliifloren im ganzen sehr selten sind, gibt es bei den Philydraceen, Pontederiaceen und Velloziaceen. Außerdem führt Philydrum Tetradenpollen wie Vellozia. Trotzdem halte ich einen verwandtschaftlichen Zusammenhang der Velloziaceen mit den Pontederiaceen oder Philydraceen für wenig wahrscheinlich. So haben die beiden zuletzt genannten Familien im Gegensatz zu den Velloziaceen

leiterförmig durchbrochene Gefäße,

Raphiden (wenigstens die Pontederiaceen),

distiche Blattstellung,

eine Deckzelle,

meist halbelliptische oder bohnenförmige Stärkekörner im Endosperm,

einen meist verhältnismäßig langen Embryo

und schließlich sind sie zum Unterschied von den im allgemeinen xerophytischen Velloziaceen ohne Ausnahme an feuchte Standorte gebunden.

Nicht ganz so unüberbrückbar scheint mir der Einschnitt zwischen den Conostylideen und Haemodoreen einerseits und den Pontederiaceen und Philydraceen auf der anderen Seite. In einigen Merkmalen bestehen zwar auch hier tiefe Gegensätze, aber sie sind nicht zahlreich. So besitzen die einen (Conostylideen und Haemodoreen)

ein amöboides Antherentapetum, im allgemeinen atrope Samen, zum Teil mit gekrümmter Achse, ein gewöhnlich nicht oder nicht ganz kollabierendes, pigmentiertes I.I. und einen ausgesprochen kleinen Embryo,

während andrerseits Pontederiaceen und Philydraceen

in der Regel durch ein Sekretionstapetum [1], streng anatrope Samen, ein entweder farbloses (P h i l y d r u m) oder rotbraun gefärbtes, dann aber stark zerdrücktes (P o n t e d e r i a) I.I. und einen häufig wohlentwickelten Embryo, der bei P h i l y d r u m und P o n t e d e r i a fast die Länge des Endosperms erreicht, ausgezeichnet sind.

Von den Liliifloren im ganzen weichen die Pontederiaceen (nicht die Philydraceen) durch das verbreitete Vorkommen eines Blatthäutchens ab, das vielmehr an die Cyperaceen, Gramineen, Juncaceen, Xyridaceen und Zingiberaceen erinnert.

Übereinstimmung besteht dagegen, abgesehen von den eingangs erwähnten, mit den Velloziaceen gemeinsamen Merkmalen,

(a) im reichlichen Vorkommen von Raphiden (die Philydraceen ausgenommen);

(b) in der distichen Blattstellung und

(c) den bei Conostylideen, Haemodoreen und Philydraceen verbreiteten reitenden Laubblättern;

(d) in den bei Conostylideen, Philydraceen und Pontederiaceen häufig bi- oder triaperturaten Pollenkörnern;

(e) im Besitz von Septalnektarien (die Philydraceen ausgenommen);

(f) in dem bei B a r b e r e t t a (Haemodoreen) und P o n t e d e r i a gleichsinnig reduzierten Fruchtknoten: dieser führt nur ein fertiles Fach und in diesem nur eine einzige Samenanlage;

(g) in dem bei Conostylideen, Haemodoreen, Philydraceen und Pontederiaceen sich helobial bildenden Endosperm sowie

---

[1] Allerdings gibt es in dieser Familie auch Sippen mit einem Periplasmodialtapetum, wie M o n o c h o r i a h a s t a e f o l i a (BANERJI und HALDAR 1942).

(h) in den bei den genannten Sippen (ausgenommen W a c h e n d o r f i a) sehr ähnlich gestalteten Stärkekörnern im Endosperm [1])

(i) Außerdem gibt es wenigstens unter den Haemodoreen Sumpfpflanzen, wie zum Beispiel W a c h e n d o r f i a; auch X i p h i d i u m ist ein Bewohner feuchter Wälder.

Kaum zufällig teilen die Pontederiaceen und Philydraceen diese Merkmale mit den Conostylideen und Haemodoreen. Die einen wie die andern vermitteln nämlich zwischen den zum Teil noch recht altertümlichen Liliifloren und den stärker abgeleiteten Monokotyledonen, wie beispielsweise den C o m m e l i n a l e s. Diese Mittelstellung der Pontederiaceen und Philydraceen kommt übrigens im System von BENTHAM und HOOKER (1883) deutlich zum Ausdruck. Diese mehrseitigen Verwandtschaftsverhältnisse sollten aber nicht vergessen lassen, daß sowohl die Haemodoreen und Conostylideen als auch die Pontederiaceen und Philydraceen Endglieder weitgehend selbständiger Entwicklungslinien vorstellen.

ZUSAMMENFASSUNG

Vernachläßigt man die Familien incertae sedis, wie die Burmanniaceen, Velloziaceen und die übrigen, peripheren Familien, dann gliedern sich die Liliifloren in drei divergierende Entwicklungslinien, die asparagoiden, colchicoiden und haemodoroiden Liliifloren, die von einer verhältnismäßig kleinen, durch das gehäufte Vorkommen archaischer Merkmale ausgezeichneten Gruppe von Familien und Triben zusammengeklammert werden.

---

1) Bei P o n t e d e r i a c o r d a t a sind die größeren Stärkekörner unregelmäßig halbelliptisch oder bohnenförmig, vereinzelt auch fast spindelförmig, 10 - 24 µ lang und 8 - 10 µ breit; bei P h i l y d r u m l a n u g i n o s u m herrschen rundlich halbelliptische und bohnenförmige von 10 - 17 µ Länge und 6 - 10 µ Breite vor. Daneben finden sich in beiden Arten auch kleinere, isodiametrische Stärkekörner. Vorwiegend kugelige scheint nach HAMANN (1966) H e l m h o l t z i a a c o r i f o l i a zu führen.

Dieser altertümliche Formenkreis, hier als die *dioscoreoiden Liliifloren* bezeichnet, kettet nicht bloß die höher spezialisierten Familiengruppen der Liliifloren zusammen, sondern er stellt darüber hinaus den Anschluß der Liliifloren an die Dikotyledonen her, namentlich an die holzigen *Polycarpicae*. Im wesentlichen bekundet sich der Zusammenhang zwischen diesen und den dioscoreoiden Liliifloren in den folgenden, bei den übrigen Liliifloren meist seltenen oder fehlenden Merkmalen:

(a) Die Leitbündel stehen in den Sproßachsen der Dioscoreaceen, Roxburghiaceen, Stenomeridaceen und Trichopodaceen in zwei Kreisen, die häufig in einen einzigen zusammenrücken. Mark- und rindenständige Bündel kommen im allgemeinen nicht vor.

(b) Wenigstens die Dioscoreaceen, *Geitonoplesium* (FAHN 1954a) und *Smilax* führen außer in den Wurzeln auch in den übrigen vegetativen Organen, zumindest in der Sproßachse, Tracheen. Dieses Verhalten hat, wie aus den Überlegungen von Seite 275 hervorgeht, bei den Liliifloren als primitiv zu gelten.

(c) Die Gefäßdurchbrechungen sind bei den dioscoreoiden, aber auch vielen anderen Liliifloren leiterförmig.

(d) Die Laubblätter rücken bei *Dioscorea*, *Rhipogonum* und *Smilax* nicht selten paarweise zusammen; bei manchen *Dioscorea*- und *Rhipogonum*-Arten greift die opponierte Blattstellung sogar auf den Blütenstand über.

(e) Die Laubblätter der dioscoreoiden Liliifloren sind zumeist in Stiel und Spreite gegliedert.

(f) Außerdem ist die Blattspreite bis auf *Scoliopus* und die Geitonoplesieen netzig geadert.

(g) Bei *Dioscorea* gibt es handförmig gelappte und gefingerte Laubblätter; ähnlich verhält sich *Tacca*, wo auch die Netzaderung wiederkehrt.

(h) Die Spaltöffnungen der dioscoreoiden Liliifloren und der Taccaceen führen keine besonderen Nebenzellen.

(i) Ausnahmsweise kommen bei den Dioscoreaceen paarige Nebenblätter vor (Seite 272).

(k) Der Nektar wird nach Art der Polycarpicae gewöhnlich vom Grund der Blütenhülle oder der Filamente ausgeschieden, nur Tamus und einige Trillium-Arten führen außerdem noch ein Septalnektarium. Die Nektarsekretion aus den Tepalen oder den Filamenten ist allerdings bei den Einkeimblätterigen nicht auf die Liliifloren beschränkt, sondern, wie auch die drei nachstehenden Merkmale, weit darüber hinaus verbreitet.

(l) Die Styluli der Dioscoreaceen, Smilacaceen, Trilliaceen und Trichopodaceen sind im allgemeinen frei oder nur kurz verwachsen.

(m) Die Pollenmutterzelle der Dioscoreaceen, Taccaceen und Trichopodaceen teilt sich simultan, wie bei den meisten Dikotyledonen.

(n) Der Embryosack bildet sich bei den dioscoreoiden Liliifloren, soweit bekannt, nach dem Normaltypus; nur Medeola, Paris und Trillium weichen davon ab.

(o) Bei allen daraufhin untersuchten dioscoreoiden Liliifloren mit Ausnahme von Trillium entsteht das Endosperm nukleär, ebenso bei den Taccaceen; der helobiale Bildungsmodus ist, als ein spezifisches Monokotyledonen-Merkmal, ganz auf die stärker abgeleiteten Entwicklungslinien beschränkt.

(p) Die Innenepidermis des Ä. I. ist bei den Dioscoreaceen und bei Trichopus wie bei vielen Polycarpicae und verschiedenen anderen Dikotyledonen in eine Kristallschicht umgewandelt. Eine solche gibt es bei den Monokotyledonen sonst nicht.

(q) Einige Dioscoreaceen, wie zum Beispiel Tamus, führen ein dreischichtiges I. I., ähnlich vielen zweikeimblätterigen Pflanzen.

(r) Endlich ist der fast terminale Stammscheitel am Embryo der Dioscoreaceen, Stenomeridaceen, Taccaceen und Trichopodaceen zu erwähnen, der darauf hindeutet, daß die ursprünglich, wie bei den Dikotyledonen, in der Embryoachse liegende Plumula allmählich durch das Keimblatt auf die Seite gedrängt wurde.

Es ist mir bei den Liliifloren bloß ein Dikotyledonen-haftes Merkmal untergekommen, das es bei den dioscoreoiden Liliiflo-

ren im engeren Sinn nicht gibt: die auf Seite 480 beschriebene Bildungsweise der Antherenwand, die bei den Taccaceen dem Dikotyledonen-Typus, bei den übrigen Liliifloren dem Monokotyledonen-Typus folgt (DAVIS 1966).

Zu den dioscoreoiden Liliifloren gehören drei nur lose zusammenhängende Formenkreise, nämlich (1.) die Dioscoreaceen, Stenomeridaceen und Trichopodaceen, die sich als Dioscoreales vereinigen lassen, (2.) die Roxburghiaceen nebst den damit verwandten Parideen oder richtiger Trilliaceen, die als Roxburghiales zusammengefaßt werden sollen, sowie (3.) die Rhipogonaceen (Rhipogonum), Smilacaceen (Smilax), Philesiaceen (Lapageria und Philesia), Luzuriagaceen (Eustrephus, Geitonoplesium, Luzuriaga) und Petermanniaceen (Petermannia), die bereits zu den asparagoiden Liliifloren überleiten. Eine scharfe Grenze zwischen ihnen und den stärker abgeleiteten Entwicklungslinien gibt es erwartungsgemäß nicht; auch sind die dioscoreoiden Liliifloren keineswegs in allen Merkmalen erstarrt. Im großen Ganzen werden sie jedoch durch die netzig geaderten Laubblätter und langgliederigen Sproßachsen vorzüglich deliminiert. Die Blätter der übrigen Liliifloren sind dagegen in der Regel längsaderig und ihre Laubsprosse sind häufig gestaucht.

Obwohl die dioscoreoiden Liliifloren im einzelnen weit vom Typus der Reihe abweichen, nehmen sie in ihr eine zentrale Stellung ein. Zu ihnen gehören insgesamt 1050 Arten, von denen neun Zehntel auf zwei Genera (Dioscorea und Smilax) entfallen.

Die anderen Familienkreise überschneiden sich mehr oder weniger breit mit den dioscoreoiden Liliifloren. Infolge mehrerer konvergenter Neuerungen wurden diese bislang für näher miteinander verwandt gehalten, als sie in Wirklichkeit sind. Zu diesen irreführenden, gemeinsamen Merkmalen gehören im einzelnen:

(a) die zerstreute Anordnung der Achsenbündel im Zentralzylinder;

(b) das Vorkommen von einfach perforierten Tracheen in den Wurzeln zum Beispiel der Agaven, Allieen, Alstroemeriaceen und Iridaceen (CHEADLE und TUCKER 1961);

(c) die Stauchung des vegetativen Sproßabschnitts;

(d) die Entlaubung des blühenden Sproßgipfels;

(e) die Phyllodien-artige Vereinfachung der Laubblätter;

(f) die Ausbildung von Zwiebeln;

(g) die Verlagerung der Nektarien auf den Fruchtknoten und in dessen Septen;

(h) die Verwachsung der Styluli in einen Griffel;

(i) das häufig zu einem farblosen, nicht mehr zellig gegliederten Häutchen kollabierende I. I.;

(k) die rundlichen, häufig sogar kreisrunden Tüpfel im Endosperm und ihr Übergreifen auf die antiklinen Wände der peripheren Zellschicht;

(l) der verlängerte Embryo, der häufig fast die ganze Samenachse ausfüllt;

(m) sowie schließlich die helobiale Bildungsweise des Endosperms.

Diese zwölf Progressionen sind sämtlich bei den asparagoiden und colchicoiden Liliifloren verwirklicht, wenngleich verschieden häufig, und sieben davon, nämlich die Merkmale a, c, d, e, g, h und m finden sich außerdem bei den haemodoroiden Liliifloren. Diese stehen überhaupt etwas abseits, obwohl die Beziehungen der Taccaceen zu den Dioscoreales kaum zweifelhaft sind.

Zu den haemodoroiden Liliifloren gehören ungefähr 120 Arten. Diese verteilen sich auf die Familien Taccaceen und Haemodoraceen, von denen die zweite die beiden Triben Haemodoreen und Conostylideen umfaßt. Ihre wichtigsten Kennzeichen sind:

(a) Die Septalnektarien, sofern die Blüten nicht, wie bei den Taccaceen, nektarlos sind.

(b) Die Zellen des Antherentapetums lösen sich voneinander und werden bei den Taccaceen amöboid, bei den Conostylideen und Haemodoreen geht ihre Auflösung noch weiter und es entsteht ein Periplasmodium.

(c) Das Ä. I. ist auf zwei Zellschichten rückgebildet.

(d) Das Endosperm speichert - die periphere Zellschicht häufig ausgenommen - keine oder fast keine Reservezellulose und seine Zellwände sind niemals getüpfelt.

(e) Der Embryo ist mehrmals kürzer als die Samenachse.

Die Conostylideen und Haemodoreen sind weiter fortgeschritten als die Taccaceen und divergieren von diesen durch ihre reitenden Laubblätter, ihre von zwei Nebenzellen flankierten Spaltöffnungen, die meist atropen Samen, das sich helobial bildende Endosperm sowie das terminale Keimblatt.

Im Gegensatz zu den haemodoroiden Liliifloren sind die asparagoiden und die colchicoiden Entwicklungslinien in Bezug auf das Antherentapetum, das (mit Ausnahme von Galanthus und den Hypoxidaceen) in der Regel als Sekretionstapetum fungiert und das Ä. I., das sich gewöhnlich aus mehr als zwei Zellschichten zusammensetzt, ursprünglich geblieben. In ihrem Endosperm speichern sie häufig Reservezellulose und die Wände der Endospermzellen sind meist getüpfelt, nicht selten sogar, wenn nur Spuren von Reservezellulose vorhanden sind.

Die Schuld an der wenig glücklichen Darstellung der Liliifloren, zumal der Liliaceen im weiteren Sinn, in den bisherigen Systemen liegt einerseits in der verkehrten Einschätzung von Tofieldia und ihren Verwandten als einer besonders primitiven Gattungsgruppe (verursacht wurde dieses Fehlurteil durch die Überbewertung des fast apokarpen Fruchtknotens) und zum anderen darin, daß die tiefe Kluft, die sich zwischen den asparagoiden und den colchicoiden Liliifloren auftut, nicht gesehen wurde. Derweil divergieren diese zwei Formenkreise, wie die nachstehende Übersicht zeigt, in zahlreichen Entwicklungstendenzen und sogar in einigen nahezu durchgehenden Merkmalen.

	Asparagoide Liliifloren	Colchicoide Liliifloren
Raphiden	Raphiden- und Schleim-führende Idioblasten fast allgemein verbreitet.	Raphiden sehr oft fehlend; Pflanzen nicht besonders reich an Schleim.

	Asparagoide Liliifloren	Colchicoide Liliifloren
Wurzeln	häufig spindelförmig verdickt (ausgenommen die Zwiebelgeophyten).	Wurzelknollen fehlen; nur Alstroemeria führt nach SCHARF (1892) länglich ellipsoidische Wurzeln.
Wuchsform	Sträucher, Halbsträucher, Schopfbäume mit und ohne sekundäres Dickenwachstum, Rhizomstauden, Rosettenstauden und besonders häufig Zwiebelgeophyten, selten Knollengeophyten.	Rhizom- und Rosettenstauden, Zwiebel- und Knollengeophyten, sehr selten Sträucher (Seite 446), niemals Schopfbäume. Die oberirdischen Achsen ohne sekundäres Dickenwachstum.
Wassergewebe	Laubblätter, zumal die der Schopfbäume und Rosettenpflanzen häufig mit ausgeprägtem Wassergewebe.	keine Sukkulenz.
Blütenstände	sofern von der Laubregion abgegrenzt, end- oder blattachselständig, sehr häufig schaftartig gestielt.	sofern von der Laubregion abgegrenzt, stets endständig und nur selten schaftartig gestielt.
Blüten	nicht selten vom Pedicellus abgegliedert und die Blütenbasis dann häufig stielartig in ein Perikladium verschmälert.	nicht vom Stiel abgegliedert. Kein Perikladium.
Tepalen	ohne Schachbrett- oder Tropfenmuster.	gelegentlich würfelfleckig oder tropfenförmig gezeichnet.
Nektarien	meist in die Septen des Fruchtknotens verlagert.	am Grund der Tepalen oder der Filamente (Ausnahmen: Tofieldia und die Ixieen).

	Asparagoide Liliifloren	Colchicoide Liliifloren
Antheren	basifix oder hypopeltat, bei Doryanthes vielleicht röhrig über die Spitze des Filaments gestülpt.	basifix, epipeltat oder röhrig über die Spitze des Filaments gestülpt.
Öffnungsweise der Antheren	intrors (ausgenommen die Ruscaceen).	intrors, seitlich oder extrors.
Griffel	einfach; sehr selten an seiner Stelle drei frei oder kurz verwachsene Styluli (Drymophila, Lomandra).	einfach oder dreiästig, nicht selten an seiner Stelle drei freie Styluli.
Samenanlagen in den Fächern des Fruchtknotens	zahlreich oder häufig auf zwei, seltener auf eine reduziert.	zahlreich.
Früchte	Beeren, fachspaltige Kapseln oder bisweilen nußartige Schließfrüchte. Ausnahmen: Herreria mit wandspaltigen Kapseln und Tricoryne mit Spaltfrüchten.	fach- oder wandspaltige Kapseln oder bei fast apokarpem Fruchtknoten die Karpelle an der Bauchnaht aufreißend. Sonderfall: Neodregea mit "endociden" Kapseln.
Samen	niemals feilspanartig.	gelegentlich feilspanartig (Seite 431 und 463).
Samenschale (Ä.I., Chalaza und Raphe) unreif	meist stärkefrei. Ausnahmen: Asparagus, Convallaria, die weichsamigen Amaryllidaceen (Seite 400), wohl auch Cyanastrum und Walleria. Außenepidermis des Ä.I. soweit bekannt stärkefrei.	wahrscheinlich stets vorübergehend Stärke führend. Außenepidermis des Ä.I. mit oder ohne Stärke.

	Asparagoide Liliifloren	Colchicoide Liliifloren
Ä. I.	bei den beerenfrüchtigen Genera häufig zerfließend; niemals eine Sarkotesta bildend.	am reifen Samen fast immer vorhanden; mitunter als Sarkotesta ausgebildet.
Außenepidermis des Ä. I.	bei den meisten kapselfrüchtigen[1] und einem Teil der übrigen Gattungen eine spröde, schwarze Kruste bildend.	Phytomelan-frei.
Innenepidermis des Ä. I.	nie eine Lipoidschicht bildend (höchstens bei Walleria ist eine solche angedeutet).	nicht selten als Lipoidschicht entwickelt.
I. I.	meist vollständig kollabiert, in ein rot-braunes oder häufig farbloses Häutchen zusammengedrückt.	seine Zellgliederung bleibt häufig erhalten.

Die einzige Gattungsgruppe, in der sich die asparagoiden und die colchicoiden Liliifloren überschneiden, sind die Parideen oder besser Trilliaceen. Ihre Mittelstellung äußert sich nicht nur, aber am deutlichsten, in der Bildung des Embryosacks, die bei Medeola nach dem Fritillaria-Typus, bei Paris und Trillium nach dem Scilla-Typus erfolgt (BERG 1962).

Zu den asparagoiden Liliifloren gehören etwas mehr als 4000 Arten. Außer zu den Trilliaceen zeigen sich auch zu den Roxburghiaceen (Bau der Stengelbündel, ausgeprägtes Perikladium, vollständig degeneriertes I. I.) und zu den Philesiaceen sowie Luzuriagaceen verwandtschaftliche Beziehungen. Besonders die zuletzt genannte Familie hängt eng mit den "Asparagoideen" zusammen. Ihre gemeinsamen Merkmale sind:

---

[1] Ausnahmen: Cyanastrum, Doryanthes, Eriospermum, Walleria.

> der meist langgliederige, vom Blütenstand häufig nicht abgegrenzte Laubsproß, die (vor allem bei den Gattungen mit schwarzkrustiger Samenschale, wie Asparagus und Eustrephus) häufig spindelförmigen Wurzelknollen, die meist vom Stiel abgegliederten Blüten, die Beerenfrüchte und das im Zusammenhang mit diesen häufig zerfließende Ä.I., die regelmäßig sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle und das - soweit bekannt - sich nukleär bildende Endosperm.

Eine Deckzelle wird meist abgegliedert, gelegentlich kann sie auch fehlen. Zu diesem verhältnismäßig ursprünglichen Formenkreis der asparagoiden Liliifloren gehören die Ruscaceen (Danae, Semele, Ruscus), Convallariaceen (mit den Polygonateen, Streptopodeen, Convallarieen, Ophiopogoneen und wohl auch Aspidistreen), Dracaenaceen (mit Dracaena und Sansevieria), Nolinaceen (Beaucarnea, Nolina, Calibanus und Dasylirion), Asparagaceen (nur Asparagus nebst Asparagopsis und Myrsiphyllum) und die Herreriaceen (Herreria und Herreriopsis).

Über Astelia, Cordyline und Dianella ist der vorangehende Formenkreis mit den Familiengruppen der Tecophilaeaceen, Xanthorrhoeaceen und Asphodelaceen verbunden. Diese Familiengruppen sind gekennzeichnet durch

> die meist rosettig gestauchten Laubsprosse, die oft spindelförmig verdickten Wurzeln, die häufig vom Pedicellus abgegliederten Blüten, die meist fachspaltigen Kapseln, die meist kräftige, schwarzkrustige Samenschale, die ziemlich regelmäßige Abgliederung von Deckzellen und die - soweit bekannt - helobiale Bildungsweise des Endosperms. Dagegen ist der Teilungsmodus der Pollenmutterzelle uneinheitlich.

Die ursprünglichsten Familien, die hierher gehören, sind die Asteliaceen (mit Astelia, Milligania sowie den Cordylineen) und die Dianellaceen (Dianella, Excremis, Stypandra). Bei ihnen gibt es noch vielfach vielsamige Beerenfrüchte ähnlich jenen von Eustrephus und Geitonoplesium und bei Dianella javanica sind Laub- und Blütenregion des Sprosses noch nicht deutlich voneinander abgesetzt. An diese zwei Familien schließen sich einerseits die Hypoxidaceen nebst Lanaria und andrer-

seits die Familiengruppe der Tecophilaeaceen mit den Familien Walleriaceen, Eriosperma(ta)ceen, Cyanastraceen und Tecophilaeaceen an. Die zuletzt genannte Familiengruppe besitzt durchwegs eine knollig verdickte, kugelige oder scheibenförmige Grundachse, ein Merkmal, das sonst bei den asparagoiden Liliifloren sehr selten ist. Im Gegensatz zu den Asteliaceen und Dianellaceen, die im altozeanischen (südwest-pazifischen) Raum wurzeln, liegt der Verbreitungsschwerpunkt der Hypoxidaceen, von Lanaria, Walleria und Eriospermum mehr im südlichen Afrika. Auch die vorwiegend australischen Dasypogonaceen und Xanthorrhoeaceen hängen mit den Asteliaceen zusammen; die erste der beiden genannten Familien zeigt außerdem Anklänge an die Dracaenaceen. Auf einen ähnlichen Ursprung deutet die Familiengruppe der Asphodelaceen hin. Gegenüber den vorausgehenden Formenkreisen weist sie einige stark abgeleitete Merkmale und ein umfangreiches Verbreitungsgebiet auch auf der nördlichen Erdhälfte auf. Sie zerfällt in die Familien Anthericaceen, Aphyllanthaceen, Ixioliriaceen und Asphodelaceen, von denen nur die erste noch durch zahlreiche Gattungen und Arten in Australien vertreten ist.

Zu den asparagoiden Liliifloren gehören ferner die arboreszenten Gattungen um Agave, Dracaena, Nolina und Yucca. Diese werden von HUTCHINSON (1934) als Agavaceen zusammengefaßt, jedoch zu Unrecht, wie schon WUNDERLICH (1950) nachgewiesen hat. Zwar sind auffallend viele der baumförmigen Gattungen außer durch das sekundäre Dickenwachstum durch Pseudoraphiden in verkorkten Zellen (ROHERT und ZALENSKI 1899) ausgezeichnet, aber selbst durch den Ausschluß der Dracaenaceen, denen die Pseudoraphiden abgehen, wird diese Gruppe nicht natürlicher.

Abgesehen von den Aloineen, die ihren Samen und gametophytischen Merkmale nach eng mit den Asphodeleen und Bulbineen verwandt sind und die auch HUTCHINSON nicht in seine Agavaceen eingeschlossen hat, obwohl bei ihnen das sekundäre Dickenwachstum zum Teil sehr ausgeprägt ist und sogar verkorkte Idioblasten vorkommen, die allerdings an Stelle von Pseudoraphiden echte Raphiden führen, zerfallen die baumförmigen Liliifloren in die folgenden Gruppen:

(1.) Gattungen mit vom Pedicellus abgegliederten Blüten, stets freiem Fruchtknoten, starker Neigung zur Re-

duktion der Samenanlagen in den Fruchtfächern (ausgenommen die Cordylineen), meist beeren- oder nußartigen Früchten, nicht abgeflachten, niemals geflügelten Samen ohne eine Phytomelankruste oder, wenn eine solche vorhanden ist, mit einer ungewöhnlich massiven.

(2.) Gattungen mit niemals vom Stiel abgegliederten Blüten, häufig mit dem Perianth verwachsenem Fruchtknoten, stets vielsamigen Fruchtfächern, vorwiegend Kapselfrüchten, mehr oder weniger abgeflachten oder, wenn das nicht der Fall ist, geflügelten Samen und einer ziemlich dünnen Phytomelankruste.

Die eine Gruppe umfaßt die Cordylineen, Dracaenaceen und Nolinaceen, von denen die ersten mit Astelia, Dianella und den Geitonoplesieen zusammenhängen, während die Dracaenaceen eher mit den Luzuriageen, Ophiopogoneen und Rhipogonum verwandt sind. Daneben bestehen Beziehungen zwischen den Dracaenaceen, Nolinaceen und den Dasypogonaceen.

Die zweite Gruppe umfaßt einerseits die Gattungen um Agave und Yucca, andrerseits Doryanthes und Phormium. Von diesen sind die ersten, ausgezeichnet durch die in der Regel bifazialen, nie reitenden Laubblätter, die nie roten Tepalen, eine sich sukzedan teilende Pollenmutterzelle, das Fehlen von periklinen Teilungen in der Nuzellusepidermis und vor allem ihre dimorphen Chromosomen (Seite 353), nahe miteinander verwandt. Sie bilden, zusammen mit Hosta, die eigentlichen Agavaceen.

Diesen stehen Doryanthes und Phormium mit ihren (wenigstens gegen die Basis hin) reitenden Blättern, den meist roten Tepalen, der sich simultan teilenden Pollenmutterzelle, periklinen Zellteilungen in der Nuzellusepidermis und den ungefähr gleich großen Chromosomen gegenüber (CAVE 1955). Während Doryanthes eine Deckzelle abgliedert, fehlt Phormium eine solche. Auch in ihren Samenmerkmalen verhalten sich die beiden Genera unterschiedlich. Ich halte es deshalb für angemessen, jede der beiden Gattungen zu Familien zu erheben, die dann Phormiaceen und Doryanthaceen heißen. Mit den Agavaceen haben diese zwei Familien kaum etwas zu tun. Dagegen ist ein entfernter Zusammenhang zwischen Phormium und Xanthorrhoea nicht unwahrscheinlich.

Die weitaus formenreichste und, was die Anpassung an die geophytische Lebensweise angeht, am weitesten fortgeschrittene Familiengruppe der asparagoiden Liliifloren bilden die zwiebelartigen Familien Alliaceen, Hyacinthaceen und Amaryllidaceen. Ihnen stehen die keine Zwiebel tragenden Hemerocallidaceen (einzige Gattung Hemerocallis) und Agapanthaceen (Agapanthus und Tulbaghia) nahe. Mit den baumförmigen Familien sind diese höchstens ganz mittelbar verwandt. Am ersten lassen sie sich noch mit den Anthericaceen in Zusammenhang bringen. Abgesehen von den Zwiebeln, die selten (Agapanthus, Hemerocallis, Schoenolirion, Tulbaghia) fehlen, ist sie kenntlich an den im allgemeinen nicht knollig verdickten Wurzeln (eine Ausnahme macht Hemerocallis), den meist schaftartig gestielten Infloreszenzen, den nur selten vom Stiel abgegliederten Blüten, den allermeist fachspaltigen Kapseln, der in der Regel dünnen oder nur mäßig kräftigen Phytomelankruste auf den Samen, die übrigens nicht selten fehlt sowie der sich (bis auf Ixiolirion) sukzedan teilenden Pollenmutterzelle.

Was die Abgliederung von Deckzellen und die Endospermbildung angeht, verhält sich dieser Formenkreis weniger gleichförmig. Während die Alliaceen und Hyacinthaceen sicher zusammengehören (zwischen ihnen vermitteln die Agapanthaceen, besonders Tulbaghia), so stehen die eigentlichen Amaryllidaceen mit ihren blattachselständigen Infloreszenzen, epigynen Blüten und spezifischen Alkaloiden etwas abseits. Vielleicht ist Leucocrinum mit ihnen verwandt. Ixiolirion, das zwar auch Zwiebeln und einen mit dem Fruchtknoten verwachsenen Perianth besitzt, gehört aufgrund seines beblätterten Stengels, der vergänglichen, blauen Tepalen, der länglich eiförmigen, im Querschnitt mehr oder weniger dreieckigen Samen und dem Teilungsmodus der Pollenmutterzelle eher in die Verwandtschaft von Aphyllanthes, Simethis, den Asphodelaceen, Caesieen und Hyacinthaceen.

Im Gegensatz zu den asparagoiden Liliifloren hängen die colchicoiden Liliifloren nur lose mit den dioscoreoiden zusammen. Sie zählen rund 2200 Arten und gabeln sich in zwei Äste. Den einen bilden die Colchicaceen, (mit den Gattungen um Colchium, Gloriosa und Uvularia) sowie die Iridaceen, deren Entwicklungsschwerpunkt auf der Südhemisphäre liegen (Australien, Südafrika, andines und außertropisches Süd-

amerika). Seine gemeinsamen Kennzeichen sind die vielfach isodiametrischen Samen, die gewöhnlich in keiner Richtung gestreckten und von geraden Radialwänden begrenzten äußeren Epidermiszellen der Samenschale, das häufig Phlobaphen-haltige und seine Zellgliederung bewahrende I. I., die durchwegs nukleäre Bildungsweise des Endosperms und das nicht selten koleoptilartig entwickelte Keimblatt. Die bevorzugte Lebensform ist die von Knollengeophyten.

Zum anderen Ast der colchicoiden Liliifloren gehören die im wesentlichen auf die nördliche Erdhälfte beschränkten eigentlichen Liliaceen, Calochortaceen (mit der einzigen Gattung Calochortus) und die Melanthiaceen, denen sich die kleinsamigen Genera um Helonias, Narthecium und Tofieldia, wohl auch Aletris, Lophiola und Petrosavia anschließen. Er ist kenntlich an den mehr oder weniger deformierten (abgeflachten oder langgestreckten) Samen, die häufig längs- oder quergestreckten oder mit gewellten Radialwänden versehenen, äußeren Epidermiszellen der Samenschale und dem meist stark degenerierten, im allgemeinen farblosen oder ein wasserlösliches, gelbes Pigment führenden I. I. Koleoptilartige Bildungen gibt es in dieser Familiengruppe nicht. Auch sie neigt zu geophytischen Lebensformen und zwar zur Zwiebelbildung; knollig verdickte Rhizome sind selten.

Zwischen diesen beiden Ästen vermitteln einerseits die ostasiatische Gattung Tricyrtis (Seite 461) und andrerseits die zumeist andinen Alstroemeriaceen. Darüber hinaus bestehen verwandtschaftliche Zusammenhänge zwischen den Colchicaceen und den eigentlichen Liliaceen, obwohl sie divergierenden Entwicklungslinien angehören. Diese bekunden sich im Fehlen von Raphiden, im Vorkommen von epipeltaten Staubblättern, in der sich sukzedan teilenden Pollenmutterzelle und der nukleären Endospermbildung.

Mit den Colchicaceen sind die im ganzen stärker abgeleiteten Iridaceen verwandt. In einigen Merkmalen sind sie allerdings konservativer geblieben als diese, so dem Fehlen von Alkaloiden, dem simultanen Teilungsmodus der Pollenmutterzelle und der nicht selten eine Deckzelle abgliedernden, primären Archesporzelle. Aufgrund ihrer Samen gehört auch Campynemanthe, trotz den sechs Staubblättern, zu den Iridaceen oder doch ganz in deren Nähe.

Die Melanthiaceen (Melanthieen, Narthecieen u. a.) hängen

über Calochortus mit den eigentlichen Liliaceen und über Medeola und Scoliopus mit den Trilliaceen, beziehungsweise den dioscoreoiden Liliifloren zusammen. Im übrigen steht dieser Formenkreis unter den colchicoiden Liliifloren infolge seiner - soweit bekannt - helobialen Endospermbildung und der regelmäßigen Abgliederung einer Deckzelle etwas isoliert.

Unter dem Eindruck der schwerwiegenden Unterschiede zwischen den einzelnen Entwicklungslinien der Liliifloren erheben sich zwangsläufig Zweifel an der Natürlichkeit dieser Gruppe, doch scheint mir diese im großen Ganzen gegeben, denn die Liliifloren sind, über die herkömmliche Definition (pentazyklische Zwitterblüten mit dreizähligen Wirteln und gleichartigen, korollinischen Perianthkreisen sowie stärkefreiem oder stärkearmem Endosperm) hinaus durch eine Reihe weiterer Merkmale oder Tendenzen ausgezeichnet. Für die Abgrenzung von den übrigen Monokotyledonen bieten sich folgende Merkmale an:

(a) das Fehlen von intrapetiolären Stipeln, beziehungsweise eines Blatthäutchens;

(b) die häufig leiterförmig durchbrochenen Gefäße sowie das verbreitete Fehlen von Gefäßen außerhalb der Wurzeln;

(c) das regelmäßige Fehlen von Kieselkörpern;

(d) die weite Verbreitung von Raphiden;

(e) die kaum weniger weite Verbreitung von Chelidonsäure und stereoiden Saponinen;

(f) die in der Regel zweikernigen Pollenkörner;

(g) das häufige Vorkommen von Septalnektarien sowie

(h) das verbreitete Vorkommen von Reservezellulose im Endosperm.

Um den Liliifloren in einem stammesgeschichtlich ausgerichteten System gerecht zu werden, geht es allerdings nicht an, sie den im allgemeinen weitaus präziser faßbaren Bromeliales, Commelinales, Juncales, Scitamineen und wie die Monokotyledonen-Ordnungen alle heißen, gleichrangig gegenüberzustellen. Ich halte es eher mit TACHTADSCHAN (1959), der die Liliifloren als eine "Überordnung" betrachtet und in mehrere Ordnungen zerlegt. Was freilich den Umfang der Liliifloren

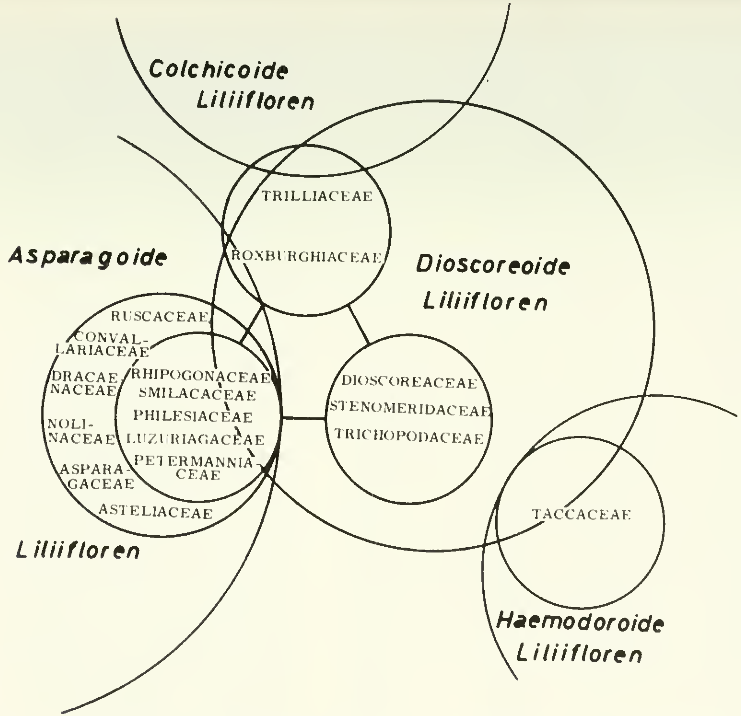


Abb. 35: Schema der verwandtschaftlichen Zusammenhänge zwischen den großen Entwicklungslinien der Liliifloren.

und ihre Einteilung angeht, teile ich die Meinung TACHTADSCHANs weniger. Vor allem möchte ich die Scitamineen davon ausgeschlossen wissen. Die Ordnungsgliederung ergibt sich in großen Zügen aus den hier beschriebenen Entwicklungslinien, aber nicht dergestalt, daß sich die dioscoreoiden, asparagoiden, colchicoiden und haemodoroiden Liliifloren zu Ordnungen erheben ließen. Das geht ohne Einschränkung bei den colchicoiden und allenfalls noch bei den asparagoiden Liliifloren, während die dioscoreoiden und haemodoroiden Liliifloren in sich stärker gegliedert sind. Zur Diskussion empfiehlt sich folgende Einteilung:

1. Die Dioscoreales mit den drei Familien Dioscoreaceen, Stenomeridaceen und Trichopodaceen.

2. Die Roxburghiales mit den Roxburghiaceen und Trilliaceen (Paris und Trillium). Auch Medeola und Scoliopus dürften hieher gehören; allerdings stellt jede von diesen zwei Gattungen eine eigene Unterfamilie der Trilliaceen, wenn nicht eine eigene Familie dar.

3. Die Asparagales. Diese formenreichste Ordnung der Liliifloren zerfällt in eine große Zahl von Familien, die hier, der besseren Übersicht wegen, auf mehrere Familiengruppen verteilt werden.

(a) Familiengruppe der Asparagaceen: Rhipogonaceen[1] (Rhipogonum), Smilacaceen (Smilax, Pseudosmilax, Heterosmilax), Philesiaceen (mit den zwei Genera Lapageria und Philesia), Luzuriagaceen[1] (Behnia, Eustrephus, Geitonoplesium, Luzuriaga), Petermanniaceen (Petermannia), Ruscaceen (Danae, Semele, Ruscus), Convallariaceen (mit den Polygonateen, Streptopodeen, Convallarieen, Ophiopogoneen und wohl auch Aspidistreen), Dracaenaceen (mit Dracaena und Sansevieria), Nolinaceen (Beaucarnea, Nolina, Calibanus, Dasylirion), Aspa-

---

[1] Diese Sippen werden hier zum ersten Mal als Familien betrachtet.

ragaceen (nur Asparagus nebst Asparagopsis und Myrsiphyllum), Herreriaceen (Herreria und Herreriopsis).

(b) Familiengruppe der Asteliaceen: Asteliaceen (zu diesen rechne ich neben Astelia und Milligania die Cordylineen), Dianellaceen (Dianella, Excremis, Stypandra), Hypoxidaceen (mit Curculigo, Hypoxis und Pauridia). Auch Lanaria, die eine eigene Familie vorstellt, scheint hierher zu gehören.

(c) Familiengruppe der Tecophilaeaceen: Walleriaceen[1)] (einzige Gattung: Walleria), Eriosperma(ta)ceen (einzige Gattung: Eriospermum), Cyanastraceen (einziges Genus: Cyanastrum) und Tecophilaeaceen (mit den Gattungen Conanthera, Cyanella, Tecophilaea, Zephyra und vielleicht auch Odontostomum).

(d) Familiengruppe der Xanthorrhoeaceen: Dasypogonaceen (zu denen neben Dasypogon sicher die Lomandreen und wahrscheinlich die Gattungen um Calectasia gehören) und Xanthorrhoeaceen (mit der einzigen Gattung Xanthorrhoea).

(e) Familiengruppe der Asphodelaceen: Anthericaceen (diese Familie zerfällt in die Triben Anthericeen, Thysanoteen, Caesieen, Simethideen und Johnsonieen im engeren Sinn. Unsicher bleibt die Zugehörigkeit von Bartlingia und Sowerbaea, die unter Umständen eine besondere Familie repräsentieren), Aphyllanthaceen (Aphyllanthes), lxioliriaceen (Ixiolirion) und Asphodelaceen (mit den drei Triben Bulbineen, Aloineen und Asphodeleen).

(f) Familiengruppe der Phormiaceen: Phormiaceen (einzige Gattung: Phormium) und Doryanthaceen[1)] (einzige Gattung: Doryanthes).

---

1) Diese Sippen werden hier zum ersten Mal als Familien betrachtet.

Möglicherweise gehören auch die wenig bekannten Genera Blanfordia und Xeronema hierher.

(g) Familiengruppe der Agavaceen. Die einzige Familie sind die Agavaceen (einschließlich Polyanthes und den Yucceen), sofern man nicht vorzieht, die aberranten Gattungen Hesperocallis und Hosta davon abzutrennen.

(h) Familiengruppe der Amaryllidaceen mit den Hemerocallidaceen (einzige Gattung: Hemerocallis), Alliaceen (mit den Triben Brodiaeen, Allieen und Gilliesieen), Agapanthaceen (Agapanthus und Tulbaghia), Hyacinthaceen (mit den Triben Chlorogaleen, Bowieen und den Scilleen) sowie den Amaryllidaceen im engeren Sinn (ohne Agaveen, Alstroemeriaceen, Campynema, Campynemanthe, Conanthereen, Conostylideen, Hypoxidaceen und Ixiolirion).

4. Die Liliales entsprechen den colchicoiden Liliifloren ohne Medeola und Scoliopus. Zu ihnen zählen die folgenden Familien: Colchicaceen (mit den Wurmbeoideen BUXBAUMs und den Uvularieen), Iridaceen (mit Campynemanthe; es ließe sich freilich auch die schon von DUMORTIER (1829) begründete Familie Campynemaceen wieder herstellen), Alstroemeriaceen, Tricyrtidaceen[1] (mit der einzigen Gattung Tricyrtis), Liliaceen im engeren Sinne (das sind die Lilioideen KRAUSEs ohne Calochortus), Calochortaceen (einzige Gattung: Calochortus) und Melanthiaceen (mit den Melanthieen, Heloniadeen, Narthecieen sowie Aletris und Petrosovia; ob die drei letzten Sippen in dieser Familie verbleiben können, ist nicht ganz sicher.

---

5. Die Taccales. Einzige Familie: Taccaceen.

6. Die Haemodorales mit den Conostylideen und Haemodoreen, die als Haemodoraceen zusammengefaßt werden können.

---

[1] Bei gewissenhafter Anwendung der Nomenklaturregeln hätte diese Familie Compsoaceen zu heissen.

7. Die Vellozíales. Einzige Familie: Velloziaceen.

8. Die Bromeliales. Einzige Familie: Bromeliaceen.

---

9. Die Pontederiales. Einzige Familie: Pontederiaceen.

10. Die Philydrales. Einzige Familie: Philydraceen.

Schließlich bleibt noch die Frage nach der Stellung der Liliifloren unter den Monokotyledonen zu beantworten. Das Vorkommen von stark an die Polycarpicae erinnernden Merkmalen bei den Liliifloren macht einen pleiophyletischen Ursprung der Einkeimblätterigen sehr wahrscheinlich. In der zentralen Gruppe der Monokotyledonen, die sich nach meinen Vorstellungen fast ganz mit dem Phylum Liliiflores von EMBERGER (1960) deckt und außer den Liliifloren die Commelinales, Cyperales, Gramineen, Juncales, Orchideen, Scitamineen und vielleicht auch die Pandanales umfaßt, gehören die Liliifloren an den Anfang. Vereinzelte Anklänge an die Palmen und Araceen deuten höchstens auf eine sehr entfernte Verwandtschaft hin; ebenso gut lassen sie sich konvergent entstanden denken. Um ein ganz selbständiges "Phylum" handelt es sich bei den Helobiae. Beziehungen zwischen ihnen und den Liliifloren oder anderen Monokotyledonen scheint es nicht zu geben.

VERZEICHNIS DER IM ZWEITEN HAUPTTEIL GENANNTEN GATTUNGEN

Die eingeklammerten Zahlen geben die Seite mit der Abbildung an.

LITERATUR

ARBER, A.: Monocotyledons. A morphological study. Cambridge 1925.

ARNOTT, H. J.: The seed, germination and seedling of Yucca. Univ. of California Ser. Publ. 35. Berkeley, Calif. 1962.

ASLANOW, Ch. A. und A. S. SADYKOW: Untersuchung der Fritillaria-Alkaloide. 1.: Über Alkaloide aus F. raddeana. J. Chim. 26: 579-583 (1956). Russ.

BAILLON, H.: Histoire des Plants 12, 13. Paris 1892-1895.

BANERJI, I. and S. HALDAR: A contribution to the morphology and cytology of Monochoria hastaefolia Presl. Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B, 16: 91-106 (1942).

BELVAL: A propos des idées de HUTCHINSON sur les Amaryllidacées. Bull. Soc. Bot. France 85: 486-489 (1938).

BENTHAM, G. et J. D. HOOKER: Genera plantarum 3 (2). London 1883.

BERG, R. Y.: Seed dispersal, morphology and phylogeny of Trillium. Skr. Norske Vidensk. -Akad. Oslo Math. -Nat. Kl. Ny. Ser. No. 1 (1958).

- - Ovary, ovule and endosperm of Calochortus amabilis with remarks on the taxonomic position of Calochortus. Nytt Mag. Bot. 8: 189-206 (1960).

- - Morphology and taxonomic position of Medeola, Liliaceae. Skr. Norske Vidensk. -Akad. Oslo Math. -Nat. Kl. Ny. Ser. No. 3 (1962a).

- - Contributions to the comparative embryology of the Liliaceae. Skr. Norske Vidensk. -Akad. Oslo Math. - Nat. Kl. Ny. Ser. No. 4 (1962b).

BOIT, H. -G.: Ergebnisse der Alkaloidchemie bis 1960. Berlin 1961.

BOUVIER, W.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Asphodeleae. Denkschr. d. math. -nat. Kl. d. Kais. Akad. Wissensch. Wien 91: 539-577 (1915).

BRESINSKY, A.: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Bibliotheca Botanica Heft 126 (1963).

BURKILL, J.H.: Organography and evolution of Dioscoreaceae. J. Linn. Soc. Bot. 56: 319-412 (1960).

BUXBAUM, F.: Vergleichende Anatomie der Melanthioideen. Repert. Spec. nov. Beih. 29: 1-80 (1925).

- - Die Entwicklungslinien der Lilioideae. Bot. Archiv 38: 213 ff., 305 ff. (1936-1937).

- - Die Grundachse von Alstroemeria und die Einheit ihres morphologischen Typus mit den echten Liliaceen. Phytomorphology 1: 170-184 (1951).

- - Morphologie der Blüte und Frucht von Alstroemeria und der Anschluß der Alstroemerioideen bei den echten Liliaceen. Österr. Bot. Z. 101: 337-352 (1954).

CAVE, M. S.: Megasporogenesis and embryo sack development in Calochortus. Amer. J. Bot. 28: 390-394 (1941).

- - Sporogenesis and embryo sack development of Hesperocallis and Leucocrinum in relation to their systematic position. Amer. J. Bot. 35: 343-349 (1948).

- - Sporogenesis and the female gametophyte of Phormium tenax. Phytomorphology 5: 247 (1955).

CHEADLE, V. J.: Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. Phytomorphology 3: 23-44 (1953).

- - and J. M. TUCKER: Vessels and phylogeny of Monocotyledoneae. In: Recent Advances in Botany (IX. Intern. Bot. Congr. 1959) 1: 161-165. Toronto 1961.

DAFERT, F. W.: Phytomelane. In: KLEIN, Handbuch der Pflanzenanalyse 2 (1) (1932).

DARLINGTON, C.D. and A.P. WYLIE: Chromosome Atlas of Flowering Plants. 2nd ed. London 1955.

DAVIS, G. L.: Systematic Embryology of the Angiosperms. N. Y., London, Sidney (1966).

DELLERT, R.: Zur systematischen Stellung von Wachendorfia. Österr. Bot. Z. 82: 335-345 (1933).

DELPINO, F.: Aggiunte alla teoria della classificazione delle Monocotiledoni. Mem. Acad. Bologna, Ser. V., Vol. 10: 569-584 (1903).

DE VOS, M. S.: The development of the ovule and seed in the Hypoxideae. I. Janthe Salisb. J. S. Afr. Bot. 14: 159-169 (1948).

- - The development of the ovule and seed in the Hypoxidaceae. II. The genera Pauridia Harv. and Forbesia Ecklon. J. S. Afr. Bot. 15: 13-22 (1949).

- - Die Ontwickeling van die Saadknop en Saad by Cyanella capensis L. South African Journ. Sci. 46: 220 (1950).

- - Studies on the embryology and relationships of South African genera of the Haemodoraceae: Dilatris and Wachendorfia. J. S. Afr. Bot. 22: 41 (1956).

Studies on the embryology and relationships of South African genera of the Haemodoraceae: Lanaria Ait. J. S. Afr. Bot. 29: 79-90 (1963).

DEYL, M.: The evolution of the plants and the taxonomy of the Monocotyledons. Acta Mus. nat. Prag B (6), (Bot. No. 3), 11: 1-143 (1955).

EBERSTALLER, R.: Beiträge zur Anatomie der Narcisseae. Denkschr. d. math. -nat. Kl. d. Kais. Akad. Wissensch. Wien 92: 87-105 (1915).

EICHLER, A. W.: Blütendiagramme. 1. Teil. Leipzig 1875.

EMBERGER, L.: Les Végétaux vasculaires. Traité de Botanique (systématique) par M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, T. 2, fasc. 2. Paris 1960.

ENGLER, A.: Liliaceae. In: ENGLER und PRANTL, Nat. Pflanzenfam. II. Teil, 5. Abt. (1888).

ERDTMAN, G.: Pollenmorphology and Plant Taxonomy. I. Angiospermae. Stockholm 1952.

FAHN, A.: Metaxylem elements in some families of the Monocotyledoneae. New Phytologist 53: 530-540 (1954a).

- - Anatomical structure of Xanthorrhoeaceae and its taxonom. position. J. Linn. Soc. Bot. 55: 158-184 (1954b).

FARREL, M.: The ovary and embryo of Cyrtanthus sanguineus. Bot. Gaz. 57: 428 (1914).

FOWDEN, L. and F. C. STEWARD: Nitrigenous Compounds and Nitrogen Metabolism in Liliaceae. Ann. Bot. 21: 53 (1957).

FRIES, Th. C. E.: Der Samenbau bei Cyanastrum Oliv. Svensk. Bot. Tidskr. 13: 295-304 (1919).

GARDINER, W.: On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arb. bot. Inst. Würzburg 3: 52-87 (1884).

GATIN, V. C.: Recherches anatomiques sur le pédoncule et la fleur des Liliacées. Rev. gen. Bot. 32: 369 ff., 460 ff., 561 ff. (1920).

GESSNER, O.: Die Gift- und Arzneipflanzen von Mitteleuropa. 2. Aufl., Heidelberg 1953.

GLÜCK, H.: Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. S.-A. aus d. Verhandl. d. Nat.-med. Vereins Heidelberg, N. F. 7: 1-96 (1901).

GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. Marburg 1889.

- - Organographie der Pflanzen. 3. Teil. Jena 1933.

GRAEBNER, P.: Lloydia. In: KIRCHNER, LOEW und SCHROETER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas Bd. 1, Abt. 3: 357 (1934).

GRASSMANN, O.: Die Septaldrüsen. Flora 67: 113-136 (1884).

HACCIUS, B.: Die Embryoentwicklung bei Ottelia alismoides und das Problem des terminalen Monokotylen-Keimblattes. Planta 40: 443-460 (1952).

HÅKANSSON, A.: Die Samenbildung bei Nothoscordum fragrans. Bot. Notiser 1953: 129-139 (1953).

HAMANN, U.: Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosen. Ein Beitrag zum System der Monokotyledonen. Willdenowia (Berlin) 2: 639-768 (1961).

- - Embryologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. Willdenowia (Berlin) Beiheft 4 (1966).

HEGNAUER, R.: Chemotaxonomische Betrachtungen - 9. Die systematische Bedeutung des Anthrachinon-Merkmals. Planta Medica 7: 344-366 (1959).

- - Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. II. Monocotyledoneae. Basel und Stuttgart 1963.

HUMMEL, K. und K. STAESCHE: Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. In: Handb. d. Pflanzenanatomie 2. Aufl. 4(5): 207-250 (1962).

HUTCHINSON, J.: The Families of Flowering Plants. Vol. II. Oxford 1934.

IRMISCH, Th.: Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.

JOSHI, A.C. and J.V. PANTULU: A morphological and cytological study of Polianthes tuberosa Linn. J. Indian Bot. Soc. 20: 37-71 (1941).

JUSSIEU, A.L. de: Genera Plantarum. Paris 1789.

KIMURA, Y.: Systeme et Phylogénie des Monocotylédones. Notulae Syst. (Paris) 15(2): 137-159 (1956).

KRAUSE, K.: Liliaceae. In: ENGLER und PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 2. Aufl. 15a: 237-386 (1930).

LACHNER-SANDOVAL, V.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Roxburghia. Bot. Zbl. 50: 97 ff., 131 ff. (1892).

LAMARCK, J.E. et A.P. DE CANDOLLE: Flore française. Troisième édition. Paris 1805.

LEWINA, R.J.: Verfahren zur Verbreitung der Früchte und Samen. Moskau (russ.) 1957.

LEWIS, G.J.: Some Aspects of the Morphology, Phylogeny and Taxonomy of the South African Iridaceae. Ann. S. Afr. Mus. 40: 15-113 (1954).

LIMPRICHT, W.: Taccaceae. In: Pflanzenreich, Heft 92 (1928).

LINDINGER, L.: Die Nebenblätter von Tamus. Mitteil. Bay. Bot. Ges. 1(30): 342 (1902).

LOTSY, J.P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 3. Jena 1911.

MARTIN, A. C.: The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midl. Naturalist 36: 513-660 (1946).

MARTIUS, K. F. Ph.: Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos praesertim carpicos in classes, ordines et familias digesti. Nürnberg 1835.

McKELVEY, S. D. and K. SAX: Taxonomic and cytological relationships in Yucca and Agave. J. Arnold Arbor. 14: 76-81 (1933).

MELCHIOR, H.: Liliiflorae. In: ENGLER's Syllabus der Pflanzenfam. 12. Aufl., Bd. II: 513-543 (1964).

MENZ, J.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattung Allium nebst einigen Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen Allioideae und Amaryllidoideae. Sitzungsber. K. Akad. Wissensch. Wien, Math.-Nat. Kl. 119, Abt. 1 (1910).

MOHL, H. von: Der Mittelstock von Tamus elephantipes. In: Vermischte Schriften 186-194. Tübingen 1845.

MOORE, H. E.: The genus Milla and its allies. Gentes Herbarum 8: 263-294 (1953).

MOZA, B. K., H. POTĚŠILOVÁ und F. ŠANTAVY: Isolierung der Alkaloide vom Colchizintypus aus einigen Arten der Unterfamilie Wurmbaeoideae. Planta Medica 10: 152-159 (1962).

MÜNKNER, H.: Das Vorkommen und Fehlen des Emodins bei den Arten der Gattung Aloe im Hinblick auf ihre Systematik. Beitr. Biol. Pfl. 16: 217 (1925).

NAGARAJA RAO, A.: Embryology of Trichopus zeylanicus Gaertn. J. Ind. Bot. Soc. 34: 213-221 (1955).

NAGY, J.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Iris-Samen. Botanikai Közlemenyek 24: 30-47 (1927).

NETOLITZKY, F.: Anatomie der Angiospermensamen. In: LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil, Bd. 10. Berlin 1926.

NEWMAN, F. V.: The life history of Doryanthes excelsa. Part II. The gametophytes, seed production, chromosome number and general conclusions. Proc. Linn. Soc. New South Wales 54: 411-435 (1929).

NIETSCH, H.: Zur systematischen Stellung von Cyanastrum. Österr. Bot. Z. 90: 31-52 (1941).

PALM, Bj.: Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. Svensk Bot. Tidskr. 14: 261-266 (1920).

PANKOW, H.: Über den Pollenkitt bei Galanthus nivalis L. Flora 146: 240-253 (1958).

PORSCH, O.: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

- - Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 31: 580-590 (1914).

RAMSTADT, E.: Über das Vorkommen und die Verbreitung von Chelidonsäure in einigen Pflanzenfamilien. Pharm. Acta Helv. 28: 45-57 (1953).

RAO, R. S. and J. JOSEPH: Observations on the Flora of Siang Frontier Division, North East Frontier Agency. Bull. Bot. Survey India 7: 138-161 (1965).

ROBBINS, W. W. and H. A. BORTHWICK: Development of the seed of Asparagus officinalis. Bot. Gaz. 80: 426-438 (1925).

ROHERT, W. und W. ZALENSKI: Über eine besondere Kategorie von Krystallbehältern. Bot. Zbl. 80: 1 ff., 33 ff., 98 ff., 145 ff., 194 ff. (1899).

SATO, D.: Karyotype alteration and phylogeny. IV. Karyotypes in Amaryllidaceae with special reference to the SAT-chromosome. Cytologia 9: 203-242 (1938).

SCHAEPPI, H.: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Staubblättern der Monocotyledonen. Nova Acta Leopold., Halle / Saale, N. F. 6: 389-447 (1939).

SCHARF, W.: Die Anatomie der Hypoxideen und einiger verwandter Pflanzen. Bot. Zbl. 52: 145-152 (1892).

SCHLIMBACH, H.: Beiträge zur Kenntnis der Samenanlagen und Samen der Amaryllidaceen mit Berücksichtigung des Wassergehaltes der Samen. Flora 117: 41-54 (1924).

SCHLITTLER, J.: Die systematische Stellung von Petermannia F. v. Muell. und ihre phylogenetischen Beziehungen zu

den Luzuriagoideae Engl. und den Dioscoreaceae Lindl. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 94, Beiheft No. 1 (1949).

- - Die Blütenartikulation und die Phyllokladien der Liliaceen organphylogenetisch betrachtet. Repert. Spec. nov. 55: 151-258 (1953).

- - Die Liliaceengattung Dianella Lam. in Neukaledonien und auf den benachbarten Inseln. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64: 185-198 (1954).

- - Vorläufige Mitteilung über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten bei den Monokotyledonen. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 100 (3): 182-193 (1955).

SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. In: LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie II. Abt., 2. Teil Bd. 10 (2), Berlin 1929.

- - Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin 1931.

- - Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung des Aloins und ihrer systematischen Bedeutung. Österr. Bot. Z. 93: 113 (1944).

- - Der Umfang der Lilioideae im natürlichen System. Österr. Bot. Z. 95: 257-269 (1948).

- - und R. WUNDERLICH: Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae - Asphodeloideae. Flora 133: 297-327 (1939).

SCHNIEWIND-THIES, J.: Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien. Jena 1897.

SCHULZE, R.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Bot. Jahrb. 17: 295-334 (1893).

SERNANDER, R.: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. K. svenska vet.-akad. Handl. 41(7): 1-410 (1906).

SOLEREDER, H.: Über die Cyanocysten von Cyanastrum cordifolium Oliv. Beih. Bot. Zbl. 33: 298 (1917).

SOLMS-LAUBACH, H. von: Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Ztg. 36: 65 ff., 81 ff. (1878).

STEBBINS, G. L. and G. S. KHUSH: Variation in the organisation of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Amer. J. Bot. 48: 51-59 (1961).

STENAR, H.: Embryologische Studien. Diss. Upsala 1925.

- - Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Anigosanthus Labill. Bot. Notiser 1927: 104-114 (1927).

- - Zur Embryologie der Asphodeline-Gruppe. Svensk Bot. Tidskr. 22: 357-378 (1928).

- - Studien über die Entwicklungsgeschichte von Nothoscordum fragrans Kunth und N. striatum Kunth. Svensk Bot. Tidskr. 26: 25-44 (1932).

- - Zur Embryologie der Agapanthus-Gruppe. Bot. Notiser 1933: 520-530 (1933).

- - Die systematische Stellung der Gattung Xiphidium Loefl. Svensk Bot. Tidskr. 32: 274-282 (1938).

- - Zur Embryologie der Gattung Phaedranassa nebst einer Übersicht über den Endospermtyp bei den Amaryllidaceae. Bot. Notiser 1951: 209-228 (1951).

STRASBURGER, E.: Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. wiss. Bot. (PRINGSHEIM) 36: 493-610 (1901).

SUESSENGUTH, K.: Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. Beih. Bot. Zbl. 38(II): 1-79 (1920).

TAKHTAJAN (TACHTADSCHAN); A: Die Evolution der Angiospermen. Jena 1959.

TRAUB, H. P.: Classif. of the Amaryllidaceae. Plant Life (Herbertia) 13: 76-83 (1957).

VELENOVSKÝ, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. und III. Teil. Prag 1907, 1910.

WHITAKER, T. W.: Chromosome constitution in certain monocotyledons. J. Arnold Arbor. 15: 135-143 (1934).

WILDMAN, W.C.: Alcaloids of the Amaryllidaceae. The Alkaloids, Chemistry and Physiology, edited by R. H. F. MANSKE 6: 289-413 (1960).

WUNDERLICH, R.: Ein künstlich bestäubter Fruchtknoten von Yucca filamentosa. Österr. Bot. Z. 87: 109-113 (1938).

- - Die Agavaceen Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynözeum-, Staubblatt- und Blattbaues. Österr. Bot. Z. 97: 437-502 (1950).

- - Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Österr. Bot. Z. 106: 203-293 (1959).

ZIEGENSPECK, H.: Das Vorkommen von Öl in den Stomata der Monokotyledonen und die Bedeutung des konstitutionalen Vorkommens für die Systematik derselben. Repert. Spec. nov. 53: 151-173 (1944).

ZWEIGELT, F.: Vergleichende Anatomie der Asparagoideae, Ophiopogonoideae, Aletroideae, Luzuriagoideae und Smilacoideae nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Ophiopogonoideae und Dracaenoideae. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Kais. Akad. Wissensch. Wien 88: 397-476 (1912).